ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 84
1
ЯНВАРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1999

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 84

№ 1—12

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
1999

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Аккредитован с 1998 г. Международной ассоциацией по таксономии растений в целях регистрации всех новых названий растений.

Accredited since 1998 with the International Association for Plant Taxonomy for the purpose of registration of all new plant names.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*),
К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*),
И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Т. В. Егорова,
С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, Б. А. Юрцев, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*),
K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. Yu. Sumerina (*Secretary*), Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky,
T. V. Egorova, S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, L. I. Oryol, M. G. Pimenov,
B. A. Yurtsev, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), Ч. Джеффри (Лондон),
Р. В. Камелин (С.-Петербург), З. В. Карамышева (С.-Петербург),
Л. И. Малышев (Новосибирск), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев),
Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andreev (Moscow), I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok); Ch. Jeffrey (London),
R. V. Kamelin (St. Petersburg), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg),
L. I. Malyshev (Novosibirsk), G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *О. И. Буркова, И. А. Крайнева.* и *А. Х. Салтанаева*
Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

Лицензия № 020297 от 23 июня 1997 г. Подписано к печати 14.01.99. Формат 70 ×100 1/16.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.3. Уч.-изд. л. 16.3. Тираж 440 экз. Тип. зак. № 908. С 13

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал». Телефон (812)328-62-91

Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

© Коллектив авторов

УДК 5 : 58.08 : 581.9 (084.3—36)

© Л. И. Малышев

ОСНОВЫ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

L. I. MALYSHEV. FOUNDATION OF THE FLORISTIC DIVISION

Статья содержит критический обзор принципов и методов флористического районирования. Основное внимание уделено достижениям российских исследователей в последние десятилетия. Унификация методов флористического районирования затрудняется многообразием подходов при моделировании по иерархической схеме. Условно флористические районирования можно разделить на дивергентные и конвергентные; а первые в свою очередь на контрастные и гармонические, вторые — на статические и филогенетические.

Ключевые слова: флористическое районирование, принципы и методы.

Флористическое районирование отражает пространственное размещение биологического разнообразия наряду с фитоценотическим и фаунистическим (или зоогеографическим) районированиями. Кроме информационного значения в области ботанической географии оно необходимо при познании ресурсов растительного мира, а также для оценки флористической репрезентативности сети особо охраняемых природных территорий. Принципы флористического районирования в той или иной мере неоднократно обсуждались рядом зарубежных и отечественных исследователей из-за важности и многоплановости проблемы (Малышев, 1973, 1987; Толмачев, 1974; Тахтаджян, 1978; Бубырева, 1993, и др.).

Флора как выражение фитохориона представляет природную систему (Юрцев, 1982, 1987). Ее структура представлена таксонами различного ранга, в частности видового, родового и семейственного. Вместе с тем флора является итогом последовательных трансформаций и даже пертурбаций растительного покрова под влиянием изменений в экологической обстановке. В силу этого современная флора как недавнее (рецентное) образование включает в таксономическую структуру следствия эволюционной (исторической) динамики растительного покрова. Обычно принимаются следующие основные ранги флористических выделов: царство (regnum), область (regio), провинция (provincia), округ (districtus) и район (area или locatio).

Флористическое районирование отличается от фитоценотического, так как отражает таксономическую структуру хорионов, а не мозаику растительных сообществ (Шмитхюзен, 1966; Толмачев, 1974; Тахтаджян, 1978; Сочава, 1986). По высказываниям Б. А. Юрцева (1988), флористическая модель растительного покрова сложно дифференцированных территорий отражает его целостность, а фитоценологическая — его мозаичность. Оба районирования, флористическое и фитоценотическое, могут быть отчасти сходными, поскольку представляют в разных отношениях единый растительный покров.

Исследователи иногда неправильно отождествляют фитоценотическое районирование с ботанико-географическим (или геоботаническим), поскольку ботаническая география включает как объект познания и флору, и растительность. Современные зарубежные исследователи под геоботаникой понимают прежде всего флористику, которую называют также флористической геоботаникой. В историческом отношении флористика — это старшая сестра фитоценологии: обе обособились из ботанической географии (геоботаники, или фитогеографии), при этом флористика как отрасль науки оформилась в первой четверти прошлого века, а фитоценология — в последней четверти прошлого века.

Эклектическим смешением флористического и фитоценотического районирований является ботанико-географическое (или фитогеографическое) районирование. Оно дает интегрированное представление о закономерностях географического размещения флоры и растительности (Малышев, 1987). Высказывалось также недоумение (Попов, 1950 : 103—104): «Я никак не могу признать, что могут быть отдельные районирования для растительности и для флоры; такое положение существует, но оно только временное и зависит от того, что два раздела ботаники печальным образом не могут понять друг друга, найти общий язык».

Обсуждение систем и практики ботанико-географического районирования не является прямой задачей нашего обзора. Сейчас же отметим, что видовой состав и таксономическая структура флоры зависят от эволюционных предпосылок. Особенно это очевидно в отношении редких растений, включая эндемичные и реликтовые, которые определяют специфику флоры. В противоположность этому физиономичность современных фитоценозов обусловлена составом доминантов и эдификаторов, поэтому больше отражает современную экологическую обстановку. При описании выделов флористического районирования возможно использование некоторых фитоценотических показателей растительного покрова. Но такая **парафлористика** призвана облегчить понимание условий существования флоры и не служит обоснованием схемы районирования. Аналогично этому флористический состав учитывается в классификации растительных сообществ и в последующем фитоценотическом районировании.

Химерность общего ботанико-географического районирования станет более контрастной при совершенствовании и формализации методических подходов. Исследователи уже обращали внимание на то, что в смешанных ботанико-географических районированиях выделы высокого ранга основаны обычно на флористических критериях, тогда как выделы низкого ранга строятся в основном на фитоценотических показателях (Толмачев, 1974). Из-за такой двойственности некоторые районирования лишь условно могут быть названы ботанико-географическими. Так, преимущественно флористическими являются ботанико-географические районирования, предложенные В. И. Грубовым (1959) для Центральной Азии и А. А. Колаковским (1978) для Лавразии. Наоборот, в основном на фитоценотических показателях Л. В. Шумилова (1962) составила схему ботанико-географического районирования Сибири. Уместно напомнить, что в зоологии отождествляются фаунистическое и зоогеографическое районирования. Продуктом синтеза ботанико-географического и фаунистического районирований является общее биогеографическое районирование.

Варианты флористического (хориономического) районирования зависят от задач при его разработке и соответственно от применяемых методов. В связи с этим А. И. Толмачев (1974 : 222) отмечал, что каждая классификация флор, не исключая таких, в которых делается усиленный упор на генетический принцип, не может быть уподоблена естественной системе флор и остается прежде всего средством познания. Субъективизм при разработке схемы флористического районирования связан с отсутствием четких границ между флористическими выделами. Вместо пограничных линий, наносимых на картосхемах флористического районирования, в природе наблюдаются переходные полосы между хорионами: то постепенные и широкие (при континуальности), то более четкие и соответственно более узкие (при дискретности). В идеальном случае выявить хорионы и их контуры можно при наложении карт ареалов, составленных для всех или большинства таксонов. Тогда сгущения пограничных линий будут указывать на соприкосновение различающихся районов (Разумовский, 1969; Толмачев, 1974, и др.). Но это возможно определить лишь при высокой хорологической изученности флоры. Примером является анализ флоры штата Висконсин в США, в котором использованы составленные точечным способом карты ареалов растений с последующим оконтуриванием (Curtis, 1959).

Различные районирования можно условно разделить на дивергентные (или разделяющие) и конвергентные (или объединяющие). Дивергентное районирование строится сверху, в нисходящей последовательности от высших рангов районирования, путем последовательного разделения флоры земного шара в целом или весьма крупных хорионов на более мелкие иерархические выделы по различию между ними. Основой такого районирования являются качественные различия по общему распространению (ареалам) некоторых представителей флоры, принятых в качестве индикаторов ситуации. Такое районирование основано на субъективных оценках: строится под влиянием эрудиции и «здравого смысла» исследователя.

Конвергентное районирование, наоборот, строится снизу, в восходящей последовательности иерархических рангов, т. е. путем объединения по сходству. Региональные районирования обычно являются конвергентными. В типичных случаях они основаны на количественном анализе видового состава или таксономической структуры флоры. При этом базовое значение имеет предварительное условное разделение территории на рабочие флористические районы или аналогичные элементарные единицы. При высокой флористической изученности территория может быть разделена на квадраты с последующей оценкой присутствия или отсутствия в них представителей флоры, как в случае Британских островов или прежней Западной Германии. Применительно к малоизученным территориям может быть использован предложенный Толмачевым (Tolmatschew, 1971a; Толмачев, 1986 : 5—11, и др.) метод конкретных флор. В этом случае конкретные флоры рассматриваются в качестве элементарных структур, имеющих эталонное значение.

1. Дивергентные флористические районирования

Дивергентное флористическое районирование (проводимое «сверху») может быть контрастным или гармоническим.

1.1. Контрастное дивергентное районирование

В контрастном районировании учитываются преимущественно различия по составу эндемиков во флоре. На контрастах в эндемизме обычно основаны районирования с охватом всего земного шара или весьма крупных регионов. В этих случаях преимущественный учет эндемиков оправдан, тогда как анализ всего состава флоры был бы затруднительным и даже непосильным предприятием из-за обилия таксонов и неполноты флористической изученности некоторых регионов. Всего в мире обитает около 250 тыс. видов сосудистых растений (по максимальным оценкам — до 280—300 тыс.), но точное число уже описанных видов пока не известно (Good, 1974; Heywood, Watson, 1995).

Схемы контрастного флористического районирования предложены рядом исследователей (Good, 1974, и др.). Хорошо обосновано и стало классическим районирование в монографии А. Л. Тахтаджяна (1978; Takhtajan, 1986). Он делит флору земного шара на 6 царств, 8 подцарств и 34 области (иногда выделены также подобласти), которые включают 147 провинций. Области установлены на основании родового и видового эндемизма, тогда как для провинций родовой эндемизм почти не характерен, а видовой не высок. В округах видовой эндемизм отсутствует или слабо выражен; они отличаются главным образом эндемизмом подвидового уровня. Низшей хорологической категорией признан округ (не район), так как эндемизм не выражен на уровне районов. Отнесение эндемиков к тому или иному уровню в иерархии районирования зависит не столько от размера их ареала, сколько от таксономического ранга.

Только на учете эндемизма Ан. А. Федоров (1979) разработал схему хорологического районирования европейской части бывшего СССР. Он разделил территорию на 2 области (с 3 подобластями), 5 провинций и 7 округов. В этой схеме вызывает недоумение непропорционально малое число округов относительно числа провинций.

Для северных территорий контрастное районирование затруднено в связи с общей бедностью флоры и соответственно слабо выраженным эндемизмом. Как основанное на учете эндемизма, оно в принципе не может быть доведено до ранга флористических районов, даже если они занимают там большую площадь.

1.2. Гармоническое дивергентное районирование

Гармоническое районирование в отличие от контрастного исследователи основывают на учете всего таксономического состава фитохорий. Но этот более широкий подход затрудняет выбор общих критериев для подразделения. В типичных случаях гармоническое районирование основано на хорологическом анализе, когда флористический состав делится на группы по принадлежности к типу ареала или ботанико-географическому элементу (геоэлементу, или элементу флоры). Типы ареалов обычно различаются по эколого-географической и зональной приуроченности растений. Понятие «ботанико-географический элемент» впервые предложил J. Braun-Blanquet (1919).

Образцом гармонического районирования флоры может быть схема H. Meusel для внетропической Евразии (Meusel et al., 1965). В ней приняты во внимание не только таксономические, но и экологические показатели, в частности ареалы растений по климату океанического или континентального типа. Районирование включает 11 областей и 26 подобластей, которые объединяют 125 провинций.

На учете геоэлементов основано районирование флоры Псковской обл. (Баранова и др., 1971) и Белоруссии (Козловская, 1974). Так, видовой состав флоры Псковской обл. разделен на 12 хорологических групп. Для представителей флоры бассейна р. Варзоб на южном склоне Гиссарского хребта в Таджикистане Р. В. Камелин (1973) выделил 48 типов ареалов по общему распространению растений. Но в этом случае хорологические данные использованы для выявления флорогенетических связей, но не для районирования флоры, которая занимает там относительно небольшую площадь (1300—1400 км^2). Аналогичным образом флора Армении разделена на 51 географический элемент по распространению видов вне данной территории без учета эндемичных растений, которые отнесены к самостоятельному географическому элементу (Сагателян, 1997); особо учтены заносные растения и растения с дизъюнктивным или неустановленного типа ареалами. Под «элементом» Камелин (1979) понимает часть флоры, которая отражает генезис одного вида или группы видов; элементы объединяются во флористические комплексы, иногда состоящие из эковариантов.

Гармоническое деление Арктической флористической области на провинции и подпровинции разработали Б. А. Юрцев, А. И. Толмачев и О. В. Ребристая (1978). Они приняли во внимание распространение эндемичных и отдельно гемиэндемичных (субэндемичных) растений, а также хорологию неэндемичных дифференциальных и кодифференциальных видов. Дифференциальными авторы считают растения, свойственные какой-либо фитохории и отсутствующие в соседних, а кодифференциальными — виды растений, свойственные обеим фитохориям (см. также: Юрцев, 1983). Соответственно этому арктические кодифференциальные виды могут быть «восточными» или «западными» по нахождению в соседних хорионах, особенно если их распространение дизъюнктивное. При выделении некоторых провинций приняты во внимание также негативные особенности — отсутствие растений, дифференциальных для соседних провинций. Арктическая флористическая область в целом разделена на 6 провинций и 18 подпровинций, включает также автономные округа: Северо-Берингийский (острова Св. Лаврентия и Св. Матвея) и Ян-Майен. На усовершенствованной позднее схеме Юрцев выделил о-в Врангеля в отдельную подпровинцию (Yurtsev, 1994). Кроме того, между Континентально-Чукотской и Берингийско-Чукотской подпровинциями он обозначил на юге Амгуэмский переходный сектор (area). Оба изменения сделаны после дополнительного изучения флоры Чукотки (Юрцев, 1987, и др.).

Гармоническим является также предложенное Юрцевым (1974) флористическое районирование Северо-Восточной Азии. Восточнее р. Лена и севернее 60° с. ш. в Арктической области он различает 2 провинции (Восточно-Сибирскую и Чукотскую) с 4 подпровинциями, а в Бореальной области — 4 провинции (Верхоянскую, Северо-Охотскую, Анюйскую, Анадырско-Корякскую) с 10 подпровинциями. При этом основное значение наряду с другими критериями придано ареалам индикаторных видов растений, особенно если они эндемичные.

Флору всей Сибири и русского Дальнего Востока В. А. Недолужко (1995) разделил на 7 провинций, принадлежащих Бореальной обл. (Арктическая, Западно-Сибирская, Средне-Сибирская, Восточно-Сибирская, Охотско-Камчатская, Алтайско-Саянская и Забайкальская). Еще 2 провинции (Маньчжурская и Сахалинско-Хоккайдская) отнесены к Восточно-Азиатской флористической области. При выработке схемы как будто принят метод наложения ареалов, позволяющий выявлять границы фитохорий по сгущениям контуров ареалов растений. По мнению Недолужко, критерий эндемизма не является основным для флористического районирования, но помогает определить ранг фитохорий.

В предложенной схеме спорным является понижение арктической флоры до ранга провинции, что сделано вслед за рядом исследователей (Тахтаджян, 1978, и др.), тогда как другие авторы (Meusel et al., 1965; Yurtsev, 1994, и др.) признают ее как самостоятельную Арктическую область.

Тахтаджян (1978 : 22) справедливо предостерегал, что флористическое районирование отдельной страны должно гармонировать с глобальной флористической системой и что в противном случае «хориономическая инфляция» угрожает сделать флористическую систему трудно обозримой и непригодной для использования. Новые схемы районирования важны не столько для ревизии прежних представлений, сколько для уточнения границ хорионов и для детализации. Тенденции по завышению ранга хорионов может быть противопоставлено использование промежуточных категорий, таких как подобласть, подпровинция, подокруг и подрайон (или микрорайон).

Первое флористическое районирование бывшей Российской империи предложил C. Ledebour (1842) более 150 лет назад. Оно изображено на цветной карте в приложении к тому 1 сводки «Flora Rossica». Российская империя тогда включала Польшу и Аляску (с Алеутскими островами), но в нее еще не входили Туран (Средняя Азия) и часть Маньчжурии (современный Приморский край), а Сибирь не отождествлялась с Россией. Всего Ledebour различал 16 областей (regiones):

Rossia arctica,
Rossia septentrionalis,
Rossia media,
Rossia australis,
Tauria,
Provinciae caucasicae,
Sibiria uralensis,
Sibiria altaica,
Sibiria baikalensis,
Davuria,
Sibiria orientalis,
Terra Tschuktschorum,
Sibiria arctica,
Kamtschatka,
Insulae oceani orientalis,
America rossica.

Уместно напомнить, что в глобальном масштабе первую из удачных систем флористического районирования предложил еще в 1823 г. J. F. Schouw, различавший на земном шаре 25 царств растений, а в пределах 3 из них — 10 провинций (Good, 1974). При этом некоторым царствам и провинциям Schouw присвоил названия растений. Этот прием до сих пор применяется в палеоботанике для обозначения свит растений в ископаемых отложениях.

В сводке «Флора СССР» (1934—1964) территория разделена на 7 регионов (Арктика, Европейская часть, Кавказ, Западная Сибирь, Восточная Сибирь, Дальний Восток и Средняя Азия), объединяющих 51 флористический район. Такое районирование установлено с учетом физико-географических условий, но без углубленного флористического анализа. Европа разделена в сводке «Flora Europaea» (1964—1980) на 39 районов, которые совпадают с государствами, но европейская часть бывшего

СССР разделена на 6 районов, кроме того, за отдельные флористические районы приняты 8 крупных островов и архипелагов.

В сводке «Флора Сибири» (1987—1998) территория разделена на Западную, Среднюю и Восточную Сибирь и включает 28 районов, содержащих вместе 4302 вида и подвида. В сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985—1996) регион разделен на 20 районов и 14 подрайонов, содержащих 4139 видов. Российская Арктика в сводке «Арктическая флора СССР» (1960—1987) разделена на 16 районов. Два из них — Мурман и Коряцкий — в действительности расположены в Субарктике соответственно в южной гипоарктической тундровой подзоне и в гипоарктической стланиковой подзоне (см.: Yurtsev, 1994). Во всех районах в целом произрастают 1762 вида и подвида. Байкальская Сибирь (в составе Иркутской обл., Бурятии и Читинской обл.) разделена в сводке «Флора Центральной Сибири» (1979) на 15 районов, содержащих 2385 видов и подвидов. Внешняя Монголия при описании флоры разделена на 16 ботанико-географических районов (Грубов, 1982; Губанов, 1996) для 2823 видов и подвидов, а также гибридов.

Упомянутые выше районы в большинстве установлены ориентировочно для описания распространения представителей флоры. Такие «рабочие» флористические выделы приближенно соответствуют районам или округам в иерархии флористического районирования. Но они могут быть основой при разработке схем районирования на более высоких уровнях иерархии. Тогда предстоит последовательное объединение базовых (элементарных) выделов путем учета сходства и различия по количественным показателям. Полученное флористическое районирование будет конвергентным.

2. Конвергентные флористические районирования

Моделирование флористического районирования по агломеративной (объединяющей) иерархической классификации возможно в виде дендрограмм на основе кластерного анализа (Сёмкин, 1987; Пяк, Зверев, 1997). Для таксономических спектров корректные дендрограммы могут быть получены связыванием по методу Уорда (J. Ward) или же невзвешенным парно-групповым среднеарифметическим связыванием (UPGA) (см.: Anderberg, 1973; Мандель, 1988; Ольдендерфер, Блэшфильд, 1989). Менее уравновешенным является полное связывание (complete linkage, или метод «дальнего соседа») и особенно единичное связывание (single linkage, или метод «ближнего соседа»). В построении кратчайших деревьев, или дендритов (minimal spanning tree), для сравнения флор по статистическим данным (Шмидт, 1980, и др.) применяется алгоритм, аналогичный наименее корректному в кластерном анализе методу единичного связывания. Очевидно, что дендриты не являются оптимальным средством при моделировании флористического районирования. В фитоценологии при анализе флористического состава опробован, как альтернативный методу UPGA, сходный с кластерным анализом метод TWINSPAN (Two-way Indicator Species Analysis), также метод ординации DCA (Detrended Correspondence Analysis) (Ratter et al., 1996).

Конвергентные районирования строятся по количественным (статистическим) данным и могут быть условно разделены на статические, если основаны на учете видового состава флоры, и на филогенетические, если учитывают таксономическую структуру флоры.

2.1. Статическое конвергентное районирование

Для статического районирования при анализе видового состава используются коэффициенты ассоциации (сходства и различия), оценивающие долю общих видов в сравниваемых флорах. В результате статическое районирование отражает распространение растений по итоговой ситуации, без увязки с филогенией. Более абстрактными будут модели районирования, построенные в отдельности по составу родов или

или семейств во флоре. Статическим районирование будет также, если учитывается не весь состав флоры, а только виды с автономным (специфическим) ареалом: эндемичные и гемиэндемичные (субэндемичные) в пределах региона в целом или распространенные также с охватом части сопредельных территорий. Такое районирование более контрастное, чем основанное на анализе всего видового состава флоры.

Известно свыше 20 (возможно, до 30) различных коэффициентов (индексов) ассоциации: по общности (с диапазоном варьирования от 0 до 1) и по сходству / различию (с диапазоном от –1 до +1). Они основаны на качественных (номинальных, или непараметрических) данных (см.: Preston, 1962; Sokal, Sneath, 1963; Тамарин, Шмидт, 1975; Малышев, 1976; Шмидт, 1980; Юрцев, Сёмкин, 1980; Песенко, 1982). Для оценки флористической общности (или сходства) популярны коэффициенты Жаккара, Чекановского (или Сёренсена, Дайса), Кульчинского (по его 2-й формуле), Отиаи (или Баркмана), Шимкевича (или Симпсона), Браун-Бланке, Престона. Для оценки сходства / различия могут быть, в частности, использованы коэффициенты Стугрена и Радулеску, Малышева (или Жаккара в модификации Малышева). В связи с этим уместно отметить, что датчанина Сёренсена иногда неправильно называют Съеренсеном, а японца Отиаи — как Охиаи.

В формулах для расчета коэффициентов для сопоставимости можно использовать условные обозначения: *a* — число общих (одинаковых) видов в двух сравниваемых флорах (районах или списках); *b* — число специфичных видов для первой из сравниваемых флор; *c* — число специфичных видов для второй флоры. Коэффициенты Чекановского (J. Czekanowski) и Жаккара (P. Jaccard) сходны по информативности и являются альтернативными. Из них коэффициент Чекановского (I_{cze}) измеряет отношение числа общих видов к среднему арифметическому числу видов в обеих флорах, тогда как коэффициент Жаккара (I_{jac}) измеряет отношение числа общих видов к числу видов в объединенной флоре:

$$I_{cze} = \frac{2a}{(a+b)+(a+c)}, \qquad I_{jac} = \frac{a}{a+b+c}.$$

Использование этих формул оправдано (корректно), если сравниваемые списки приблизительно одинаковой величины. По коэффициентам Чекановского (или Сёренсена) составлены дендриты и корреляционные плеяды для флоры Псковской обл. (Баранова и др., 1971), дендрограммы для Курильских островов (Сёмкин, 1987) и дендрограммы для локальных флор на юго-востоке Западной Сибири (Пяк, Зверев, 1997). Кроме того, дендрограмма по коэффициентам Чекановского получена методом UPGA для подразделения фитоценотической провинции серрадо в Бразилии (Ratter et al., 1996). Б. И. Сёмкин (1987) ошибочно полагал, что формула Чекановского учитывает сходство по среднему гармоническому отношению, но в действительности это справедливо для формулы Кульчинского (см. ниже), тогда как формула Чекановского (или Сёренсена) учитывает лишь среднее арифметическое отношение.

При неравенстве флористических списков целесообразно определять коэффициенты сходства или различия по каноническому уравнению Престона (Preston, 1962):

$$\frac{a+b}{a+b+c}\exp\frac{1}{z}+\frac{a+c}{a+b+c}\exp\frac{1}{z}=1.$$

В нем величина z представляет коэффициент различия и может варьировать от 0 до +1, а $1-z$ — оценивает сходство. Эмпирически установлено, что при z, выше пороговой величины 0.27 (выше 0.265 для крупных регионов), хорионы могут рассматриваться как изоляты. По коэффициентам Престона построены корреляционные плеяды для выявления генетических связей между высокогорными флорами Южной Сибири и Монголии и для оценки эндемизма между высокогорными флорами Северной Азии (Малышев, 1968, 1979). Коэффициенты Престона использованы также для сравнительного анализа высокогорных флор Станового нагорья и конкретных флор на плато Путорана (Малышев, 1972а; Петроченко, 1976). Определение величины z (или $1-z$) предполагает аппроксимацию. Взамен можно пользоваться таблицами (Preston, 1962; Старобогатов, 1970; Малышев, 1976) или программами для калькулятора или компьютера. Вычисление z лишено смысла, когда меньшая из двух сравниваемых флор не содержит специфических видов.

Вместо коэффициента Престона можно употреблять альтернативные коэффициенты Кульчинского (S. Kulczynski) или Отиаи (A. Ochiai). В них также содержится весовая оценка неравенства флор. Коэффициент Кульчинского (I_{kul}) представляет отношение числа общих видов к среднему гармоническому в двух сравниваемых списках, а коэффициент Отиаи (I_{och}) — отношение числа общих видов к среднему геометрическому:

$$I_{kul} = \frac{0.5a}{a/(a+b) + a/(a+c)}, \qquad I_{och} = \frac{a}{\sqrt{(a+b)(a+c)}}.$$

Дендрограммы будут отличаться в зависимости от типа коэффициентов (например, Престона, Кульчинского или Отиаи), а также от методов кластеризации.

Сравнение флор, неравных по числу видов или родов, возможно также на основе мер включения по коэффициентам Браун-Бланке (J. Braun-Blanquet) или Шимкевича (D. Szymkiewicz; также G. Simpson). Они позволяют судить о самобытности одной флоры относительно другой (Сёмкин, Комарова, 1977; Юрцев, Сёмкин, 1980; Седельников, 1982, и др.). Коэффициент Браун-Бланке (I_{brb}) оценивает включение большей флоры в меньшую как отношение числа общих видов (a) к числу видов в большей флоре ($a + b$). Коэффициент Шимкевича (I_{scy}), наоборот, оценивает включение меньшей флоры в большую как отношение числа общих видов (a) к числу видов в меньшей флоре ($a + c$):

$$I_{brb} = \frac{a}{a+b}, \qquad I_{szy} = \frac{a}{a+c}.$$

Из них коэффициент Браун-Бланке мало пригоден для моделирования флористического районирования, так как оценивает нереальную ситуацию — включение большой флоры в малую. Коэффициент Шимкевича имеет недостаток противоположного свойства: он завышает «подчиненность» бедной флоры. Так, высокоарктическая флора Земли Франца-Иосифа, как очень бедная, оказывается, по нашему расчету, почти полностью включенной во флору Новой Земли из-за ничтожной величины коэффициента Шимкевича (равен 0.001), хотя в действительности обе флоры принадлежат разным подпровинциям (см.: Yurtsev, 1994). Уместно напомнить, что коэффициент Шимкевича впервые был применен для сравнения флор земного шара по числу некосмополитных родов (Szymkiewicz, 1934; Szafer, 1964).

2.2. Филогенетическое конвергентное районирование

Филогенетическое (или флорогенетическое) районирование в отличие от статического отражает связи между флорами в эволюционной ретроспективе. Филогенетический подход оправдан, если принять во внимание, что флора как недавнее (рецентное) образование все же включает наслоения предшествующих этапов эволюции (Толмачев, 1974). Примером конвергентного филогенетического районирования является разработанная А. И. Галушко (1978—1980) схема для Северного Кавказа с обитающими там около 3900 видов сосудистых растений. Территория разделена на 36 «флорогенетических районов» (по выражению самого Галушко) с двумя вариантами объединений. Предложенное Галушко деление все же весьма условное.

Более объективным районирование может быть на основе анализа таксономической структуры флоры по родово-видовым, семейственно-видовым и семейственно-родовым спектрам (Малышев, 1973). Предполагается, что родово-видовые спектры приемлемы для флористического районирования на уровне провинций, а семейственно-видовые и особенно семейственно-родовые — на уровне областей.

Для сравнения флор исследователи используют преимущественно семейственно-видовые спектры. Тем не менее узкому региональному уровню все же больше соответствует анализ родово-видовых спектров, тогда как семейственно-родовые спектры могут быть полезными для освещения эволюционной ретроспективы больших территорий в связи с древними проявлениями флорогенеза. В таксономическом отношении семейственно-видовые спектры занимают промежуточное положение между семейственно-родовыми и родово-видовыми спектрами, поэтому эклектически интегрируют недавний и древний эволюционный аспекты.

Показательной является головная часть спектров, составленная богатыми таксонами, например семействами по содержанию в них родов или видов. Для сравнительного анализа различных флор земного шара D. Szymkiewicz (1934) применил спектры из 10—18 семейств, наиболее богатых родами, с расположением в убывающей последовательности. Аналогичный анализ предпринял Толмачев (1970; Tolmatschew, 1971b) по семейственно-видовым спектрам. Он пришел к заключению, что последовательность 10 «ведущих» семейств в спектре и суммарное содержание в них видов растений в процентах от общего числа во флоре являются более или менее постоянными в пределах одной флористической области. Зато выявляются существенные различия между областями. При этом размер территории мало влияет на таксономическую структуру какой-либо флоры.

В оценке значения семейственно-видовых спектров для флористического районирования А. П. Хохряков (1995) пришел к спорному заключению, что нет нужды использовать ни спектр целиком, ни даже его «головную часть» из 10 семейств, а вместо этого достаточно учитывать две первые «триады», а прочие семейства содержат избыточную информацию. Очевидно, что головная часть спектра менее информативна по сравнению с полным спектром и может иметь лишь ориентировочное значение. По установившейся традиции при анализе тасономических спектров обычно используются ранжированные данные для последующего определения коэффициентов ранговой корреляции Кендэла или Спирмена (Малышев, 1972а,б, 1976; Заки, Шмидт, 1972, 1973; Ребристая, Шмидт, 1972; Шмидт, 1974, 1975, 1980, 1984; Мартыненко, Шмидт, 1981). Однако построенные А. И. Пяк и А. А. Зверевым (1997) дендрограммы на основе семейственно-видовой структуры для локальных флор на юго-востоке Западной Сибири по 10, 12, 15 и 20-членным спектрам оказались неодинаковыми по конфигурации и, следовательно, непригодными для построения схемы районирования. Кроме того, дендрограммы зависели также от подбора семейств, ведущих в объединенном списке или же ведущих в отдельных списках.

Вследствие процедуры усреднения информативность таксономических спектров, составленных по ранжированным (сравнительным) данным, должна быть меньше, чем при прямом учете номинальных (абсолютных) исходных данных. Наиболее информативными являются весовые данные по относительной оценке таксономического богатства (в долях единицы, процентах или промилле от общего содержания во флористическом районе) семейств — родами или видами, а родов — видами.

При использовании дендрограмм в качестве моделей для флористического районирования их конфигурация зависит от информативности коэффициентов сходства, сходства / различия или расстояний и от корректности методов связывания при кластеризации. При видимой объективности процедуры анализа все же остается субъективным выбор типа коэффициентов или расстояний, а также выбор методов кластеризации. Кроме того, от «здравого смысла» и эрудиции исследователя будет зависеть интерпретация дендрограмм в связи с иерархической схемой районирования. Неизбежно возникнет вопрос: какой уровень ветвления дендрограммы соответствует выделению областей и какой — выделению провинций? На эту проблему уже обращал внимание R. Hengeveld (1990) в связи с динамической биогеографией в целом.

Заключение

Схемы флористического районирования могут отличаться в зависимости от задач и методов исследования. Районирование в глобальном объеме или таких больших территорий, как континенты и субконтиненты, осуществимо в дивергентной последовательности для высоких уровней иерархической схемы: от царств до областей и провинций. Оно строится преимущественно по качественным признакам и может быть либо контрастным, если основано на учете эндемизма, либо гармоническим, если основано на совокупности критериев.

Региональные районирования легче осуществимы в конвергентной (агломеративной) последовательности: вверх от низших единиц, таких как флористические районы и округа, до уровня провинций и областей. Они основаны на количественных критериях, выявляемых от сопоставления флористических списков. При этом районирование может быть или статическим, если учитывает преимущественно видовой состав, или же филогенетическим, если строится на учете таксономической структуры. В последнем случае родово-видовые спектры отражают позднейшее (рецентное) состояние флоры, а семейственно-видовые и особенно семейственно-родовые спектры соответствуют более древним проявлениям флорогенеза и пригодны для моделирования районирования в эволюционной ретроспективе.

Поскольку дивергентное и конвергентное районирования основаны на разных предпосылках, их соединение в единую систему сопряжено с объективными трудностями. Инфляция в системе районирования может быть вызвана нередким в региональных схемах завышением иерархических рангов, если эти схемы строятся без увязки с глобальной системой. На эту нежелательную тенденцию уже обращал внимание Тахтаджян (1978).

Можно предполагать, что в будущем флористическое районирование будет основываться преимущественно на моделировании с помощью кластерного анализа. При этом важное значение может иметь учет ареалов всего состава флоры. В методическом отношении перспективно картирование, когда в квадратах отмечается нахождение или отсутствие таксона. Но это возможно лишь при высокой флористической изученности территории. Вспомогательное значение имеет создание электронных банков флористических данных. Объединение региональных схем районирования возможно при унификации номенклатуры таксонов и при использовании одинаковых методов для анализа исходных данных.

Работа выполнена при финансовой поддержке Государственной научно-технической подпрограммы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Вып. 1—10. М.; Л., 1960—1987.

Баранова Е. В., Миняев Н. А., Шмидт В. М. Флористическое районирование Псковской области на фитостатистической основе // Вестн. ЛГУ, 1971. № 9. С. 30—40.

Бубырева В. А. Флористическое районирование, его принципы // Вестн. СПбГУ, 1993. № 3. С. 37—45.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа (Определитель). Ростов н/Д., 1978. Т. 1. 318 с.; 1979. Т. 2. 351 с.; 1980. Т. 3. 328 с.

Грубов В. И. Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. Л., 1959. 77 с.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 442 с.

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии. М., 1996. 136 с.

Заки М. А., Шмидт В. М. О систематической структуре флор стран южного Средиземноморья, 1—3 // Вестн. ЛГУ. 1972. № 9. С. 57—69; 1973. № 9. С. 47—57; № 21. С. 44—53.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 255 с.

Камелин Р. В. Кухистанский округ горной Средней Азии (ботанико-географический анализ) // Комаровские чтения, 31. Л., 1979. С. 1—117.

Козловская Н. В. К флористическому районированию Белоруссии // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 795—804.

Колаковский А. А. Ботанико-географическое районирование Лавразии // Сообщ. АН ГССР. 1978. Т. 89. № 3. С. 673—676.

Малышев Л. И. Генетические связи высокогорных флор Южной Сибири и Монголии // Изв. СО АН СССР. 1968. № 15. С. 23—31.

Малышев Л. И. Особенности и генезис флоры // Высокогорная флора Станового нагорья. Новосибирск, 1972а. С. 150—189.

Малышев Л. И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972б. С. 17—40.

Малышев Л. И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1581—1588.

Малышев Л. И. Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 163—186.

Малышев Л. И. Эндемизм в высокогорных флорах Северной Азии // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 4. С. 457—468.

Малышев Л. И. Основные вопросы ботанико-географического районирования // География и природные ресурсы. 1987. № 1. С. 157—162.

Мандель И. Д. Кластерный анализ. М., 1988. 176 с.

Мартыненко В. А., Шмидт В. М. Биометрическое сравнение бореальных конкретных флор Коми АССР // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 353—370.

Недолужко В. А. Флористические провинции Сибири и Дальнего Востока // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск, 1995. С. 42—43.

Ольдендерфер М. С., Блэшфильд Р. К. Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М., 1989. С. 139—215.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.

Петроченко Ю. Н. Флористическое районирование Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 236—242.

Попов М. Г. О применении ботанико-географического метода в систематике растений // Проблемы ботаники. Вып. 1. М.; Л., 1950. С. 70—108.

Пяк А. И., Зверев А. А. Опыт сравнительного анализа локальных флор с помощью прикладного статистического пакета Biostat // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 5. С. 64—75.

Разумовский С. М. О границах ареалов и флористических линиях // Бюл. ГБС АН СССР. 1969. Вып. 72. С. 20—28.

Ребристая О. В., Шмидт В. М. Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 11. С. 1353—1363.

Сагателян А. А. Классификация географических элементов флоры Армении // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 25—38.

Седельников В. П. К применению мер включения в сравнительной флористике // Нетрадиционные методы в исследованиях растительности Сибири. Новосибирск, 1982. С. 32—35.

Семкин Б. И. Теоретико-графовые методы в сравнительной флористике // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 149—163.

Семкин Б. И., Комарова Т. А. Анализ фитоценотических описаний с использованием мер включения // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 1. С. 54—63.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1—8. Л.; СПб., 1985—1996.

Сочава В. Б. Проблемы физической географии и геоботаники // Избр. тр. Новосибирск, 1986. С. 72—78.

Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и географическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л., 1970. 372 с.

Тамарин П. В., Шмидт В. М. Сравнительный анализ некоторых коэффициентов сходства // Успехи биометрии. Л., 1975. С. 45—54.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Толмачев А. И. О некоторых количественных соотношениях во флорах Земного шара // Вестн. ЛГУ. 1970. № 15. С. 62—74.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 196 с.

Федоров Ан. А. Фитохории европейской части СССР // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 10—27.

Флора Сибири. Т. 1—13. Новосибирск, 1987—1998.

Флора СССР. Т. 1—30. М.; Л., 1934—1964.

Флора Центральной Сибири. Т. 1—2. Новосибирск, 1979. 1048 с.

Хохряков А. П. Основные типы флористических спектров Средней России // Флористические исследования Центральной России. М., 1995. С. 12—16.

Шмидт В. М. Количественная характеристика флоры Курильских островов // Вестн. ЛГУ. 1974. № 15. С. 55—63.

Шмидт В. М. Сравнение систематической структуры флор Хоккайдо, Сахалина, Камчатки, Курильских, Командорских и Алеутских островов // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1225—1236.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Шмитхюзен И. Общая география растительности. М., 1966. 310 с.

Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 439 с.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

Юрцев Б. А. О количественной оценке «веса» видов при флористическом районировании // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 9. С. 1145—1152.

Юрцев Б. А. Флора как базовое понятие флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 13—28.

Юрцев Б. А. Флористический и фитоценологический подходы к растительному покрову: соотношение, проблемы синтеза // Журн. общей биол. 1988. Т. 49. № 4. С. 437—450.

Юрцев Б. А., Семкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область: Л., 1978. С. 9—104.

Anderberg M. R. Cluster analysis for applications. New York, 1973. 300 p.

Braun-Blanquet J. Essai sur la notion d'élément et de territoire phytogéografiques // Arch. Sci. Phys. et Nat. Geneve. Sér. 5. 1919. N 1. P. 497—512.

Curtis J. T. The vegetation of Wisconsin. Madison, 1959. 657 p.

Flora Europaea. Vol. 1—5. Cambridge, 1964—1980. (Vol. 1. 2nd ed. 1993).

Good R. The geography of the flowering plants. London, 1974. 566 p.

Hengeveld R. Dynamic biogeography. Cambridge, 1990. 249 c.

Heywood V. H. (Executive Ed.), *Watson R. T.* (Chair). Global biodiversity assessment. Cambridge, 1995. 1140 p.

Ledebour C. F. Flora Rossica. Vol. 1. Stuttgartiae, 1842. 790 p.

Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965. 200 p.

Preston F. W. The canonical distribution of commonness and rarity // Ecology. 1962. Vol. 43. N 2. P. 185—215; N 3. P. 410—431.

Ratter J. A., Bridgewater S., Atkinson R., Ribeiro J. F. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation // Edinb. J. Bot. 1996. Vol. 53. N 2. P. 153—180.

Sokal R. R., Sneath P. H. A. Principles of numerical taxonomy. San. Francisco, 1963. 359 p.

Szafer W. Ogolna geografia roslin. Warsczawa, 1964. 433 s.

Szymkiewicz D. Une contribution statistique a la géographie floristique // Acta Soc. Bot. Polon. 1934. T. 11. N 3. P. 249—265.

Takhtajan A. Floristic regions of the World. Berkeley, 1986. 522 p.

Tolmatschew A. I. Florenreichtum als Gegenstand vergleichender Forschung // Feddes Repert. 1971a. Bd 82. H. 9. S. 561—572.

Tolmatschew A. I. Über einige quantitative Wechselbeziehungen der Floren der Erde // Feddes Repert. 1971b. Bd 82. H. 5. S. 343—356.

Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // J. Veget. Sci. 1994. Vol. 5. P. 765—776.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 27 II 1998

SUMMARY

The paper presents a critical survey of principles and methods of the floristic division. Most attention is devoted to achievements of the Russian explorers in the last decades. The unification of methods for a floristic division is combersome due to the multitude approaches to the modelling on an hierarchical scheme. Conventionally, it is possible to divide floristic divisions as being either divergent or convergent, and then, accordingly, as being either contrasting or harmonious, and either static or phylogenetic.

УДК 582.988 : 581.163 : 581.3

© А. С. Кашин

СТРУКТУРА АГАМОКОМПЛЕКСОВ И ПРОБЛЕМА САЛЬТАЦИОННОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

A. S. KASHIN. THE STRUCTURE OF AGAMOCOMPLEXES AND THE PROBLEM OF SALTATORY SPECIATION IN ANGIOSPERMS

На примере структуры ряда агамных комплексов (*Dichanthium—Bothriochloa—Capillipedium*, *Rubus*, *Taraxacum*, *Crepis*, *Potentilla*, *Poa*, *Calamagrostis*, *Pilosella*) показано, что в них идет интенсивный процесс сальтационного формообразования, включающий в себя отдаленную гибридизацию до межродового уровня, авто- и аллополиплодию. Приведены примеры вторично половых форм в агамокомплексах, с большой долей вероятности представляющих собой возврат от апомиктичного воспроизводства к половому. Обосновано, что апомиктичные системы размножения представляют собой системы «выжидания» хромосомной сбалансированности геномов, с достижением которой происходит возврат к половому воспроизводству с трансформацией формы в биологический вид.

Ключевые слова: агамный комплекс, сальтационное формообразование, покрытосеменные, отдаленная гибридизация, апомиксис.

Большие различия в количестве ядерной ДНК свидетельствуют об исключительно высоких темпах эволюции геномов и высокой скорости видообразования у покрытосеменных, превосходящих таковые в иных группах высших эукариот (Robertson, 1983; Рэфф, Кофмен, 1986; Флейвелл, 1986, 1990; Рис и др., 1986; Дулитт, 1986; Антонов, 1988; Ананьев, Чернышев, 1989). Эти различия явно не обусловлены накоплением точечных мутаций, а в большинстве своем являются результатом несопоставимой с ортодоксальными представлениями подвижности генома, выражающейся в амплификациях (мультипликациях), делециях, инсерциях и перемещениях по геному последовательностей ДНК, т. е. покрытосеменным, может быть, как никакой другой группе эукариот, свойственна изменчивость именно сальтационного характера, чрезвычайно затрудняющая половое воспроизводство организмов.

В соответствии с сальтационными воззрениями на видообразование, в настоящее время получившими фактическое обоснование в достижениях кариосистематики, молекулярной биологии и генетики, биологии развития, палеонтологии (Stanley, 1979; Carson, 1982; Тахтаджян, 1983; Lalewski, 1987; Pollard, 1987; Татаринов, 1988; Алтухов, 1989; Єтегний, 1991, 1993), возникновение видов происходит редко и скачкообразно. Оно представляется единичным событием, сопряженным с репродуктивной изоляцией отдельных особей, а не постепенным вероятностным процессом, тем более разыгрывающимся на популяционном уровне (Оно, 1973; Carson, 1982; Алтухов, 1989; Стегний, 1993).

Биологическая концепция вида как центральная догма градуалистских воззрений на процесс видообразования разрабатывалась исключительно для половых форм. Проблема существования унипарентальных видов для этой концепции принципиально неразрешима. Напротив, для концепции сальтационного видообразования камнем преткновения становится половое воспроизводство возникающих форм. Именно с этим связан прежде всего скепсис, с которым оппоненты встречают пунктуалистские воззрения (Rensch, 1951; Завадский, 1972; Майр, 1974; Северцов, 1981). Действительно, воспроизводство единичной особи-основателя или немногого их числа становится фактически невозможным при высокой вероятности автостерильности и неизбежной несовместимости с родительскими формами при половом размножении. Апомиксис как путь однополой репродукции выглядит идеальным условием решения проблемы воспроизводства особей-основателей и аберрантных форм в ряду поколений. При этом известно, что именно покрытосеменные характеризуются широким распространением агамоспермии, а характер распространения апомиктичных форм абсолютно совпадает с представлениями о географических закономерностях процесса сальтационного видообразования (экстремальные условия по границам ареалов родственных амфимиктичных видов и условия минимального соревнования с другими организмами).

В продолжение ранее начатого анализа видообразовательного потенциала апомиксиса и полового размножения (Кашин, 1998) в данной работе предпринята попытка на примере прежде всего синтезогенеза показать существенную роль апомиксиса в сальтационном видообразовании. Очевидно, что синтезогенетическое видообразование, происходящее за счет макровключений генетического материала, есть яркий пример именно сальтационного видообразования.

Синтезогенетическое видообразование и апомиксис

Синтезогенетическое видообразование признается широко распространенным. По числу видов синтезогенетической природы особенно выделяются покрытосеменные, качественным образом отличаясь от животных и от иных групп растений. По одним данным (Грант, 1984; Стеббинс, Айала, 1985), не менее 50 % видов цветковых, по другим (Averett, 1980; Готшлак, 1989) — до 70 % относятся к полиплоидным. В подавляющем большинстве это аллополиплоиды. При явно недостаточной изученности гибридогенное происхождение установлено уже у более чем 24 000 видов (Bara, 1989). В быстроэволюционирующих семействах их процент очень высок. Например, у злаков, по-видимому, не менее 2/3 видов и очень многие роды гибридогенны (Цвелев, 1987). Предполагается гибридное происхождение семейств (Грант, 1984) и даже самого отдела цветковых (Anderson, 1934; Stebbins, 1950, 1959; Попов, 1983), что кажется совершенно немыслимым в рамках полового воспроизводства. Столь широкое распространение синтезогенетических видов, во-первых, опровергает мнение о главенствующей роли градуализма в видообразовании у цветковых, а во-вторых, вынуждает ставить вопрос о причинах этого. На то, что к этому самое непосредственное отношение может иметь апомиксис, указывает тесная связь его с полиплоидией и гибридогенезом, наблюдающаяся как у растений (Грант, 1984), так и у животных (Астауров, 1969; Cole, 1980; Lokki, Saura, 1980).

В отношении животных общепризнано, что партеногенез является обязательным условием гибридогенного видообразования (Боркин, 1984). Считается, что оно осуществляется в 3 этапа: 1) гибридизация диплоидных видов с однополым воспроизводством гибридогенной формы; 2) гибридизация этой диплоидной однополой формы с одним из родительских видов с однополым воспроизводством триплоидной гибридной формы; 3) гибридизация однополой триплоидной формы с близким бисексуальным диплоидным видом с образованием тетраплоидной формы, которая может вернуться к сексуальному размножению (рис. 1). Эта концепция хорошо согласуется с характером распространения такого рода форм у позвоночных и с экспериментальными данными (Боркин, Даревский, 1980).

Как ни парадоксально, но при несравнимо большей распространенности синтезогенетического видообразования и при той же скоррелированности явлений апомиксиса, полиплоидии и гибридогенеза на роль апомиксиса в синтезогенетическом видообразовании у цветковых, кажется, до сих пор не указано. Указывалось лишь на роль агамоспермии в сохранении гибридных комбинаций на уровне образования микровидов или апомиктичных видов (Darlington, 1932; Read, Bashaw, 1969; Doll, 1976). А на примере совокупности агамных и сексуальных видов *Dichanthium*, напротив, предложена схема диплоид-тетраплоид-(ди)гаплоидных циклов, в которой

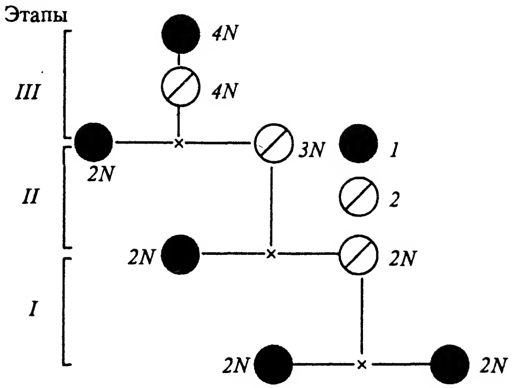


Рис. 1. Схема гибридогенного видообразования (до стадии аллотетраплоидии) у позвоночных.

I, II, III — этапы последовательной гибридизации, приводящие к повышению степени плоидности гибридной формы. *1* — бисексуальные виды, *2* — клональные (однополые) виды (по: Боркин, Даревский, 1980).

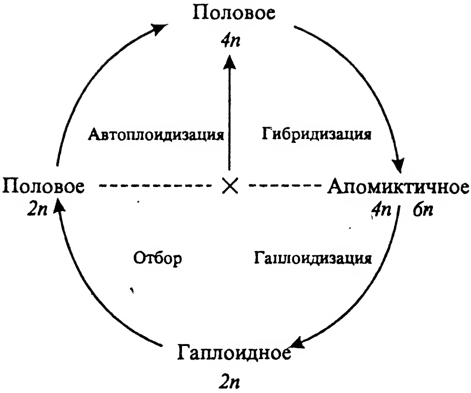


Рис. 2. Диплоид-тетраплоид-гаплоидные циклы, обеспечивающие контакт с сексуальностью между популяциями агамовидов.

Пояснение в тексте (по: Wet, Harlan, 1970).

синтезогенез и апомиксис выступают не более как участники процесса интрогрессии генов от апомиктов к амфимиктам (рис. 2) (Wet, Harlan, 1970). По этой схеме половые диплоиды (2n) через автополиплоидизацию или гибридизацию с апомиктичными тетраплоидами дают начало половым тетраплоидам (4n), которые генетически насыщаются апомиктичными тетраплоидами; гибридные тетраплоиды в свою очередь продуцируют гаплоиды (2n) через партеногенетическое развитие половых зародышевых мешков, которые, будучи хорошо адаптированными и фертильными, ведут себя цитогенетически подобно половым диплоидам и повторяют этот цикл. Такие же отношения между половыми и апомиктичными формами предложены и для агамного комплекса *Panicum maximum* (Savidan, 1982). В агамокомплексе *Potentilla argentea*, напротив, описан цикл, по сути своей обратный вышеуказанному (Asker, 1971, 1977). Здесь диплоиды являются факультативными апомиктами, а их автотетраплоиды размножаются облигатно амфимиктично. Бэккроссы с диплоидами дают преимущественно сексуальные автотетраплоиды и факультативно апомиктичные диплоиды. А в агамном комплексе *Taraxacum* в пределах отдельных видов обнаружены циклы с чередованием сексуальных диплоидных и агамоспермных триплоидных поколений (Richards, 1970; Nijs, Sterk, 1984; Morita et al., 1990; Morita, 1994).

Однако упомянутые представления, очевидно, несправедливо редуцируют картину генетических процессов, идущих в агамокомплексе, до цикла, обеспечивающего поток генов от апомиктов к амфимиктам. Этот цикл есть лишь часть генетических процессов, имеющих место в том же комплексе *Dichanthium—Bothriochloa—Capillipedium*. В схеме вообще нет места возможности образования новых апомиктичных форм всех уровней плоидности и генезису этих форм.

Характерно, что в данном агамокомплексе диплоидные половые виды с высокой частотой продуцируют нередуцированные гаметы, т. е. им присущ элемент апомиксиса. Высоковероятным и трудно идентифицируемым остается при этом партеногенетическое развитие семян, так как у цветковых, очевидно, партеногенез — почти неизбежное следствие апомейозиса (Savidan, 1991). Поэтому относить к облигатно половым эти виды нет оснований. В свою очередь только наличие второго элемента апомиксиса (апозиготии) делает возможным в рамках вышеуказанного цикла и возврат с тетраплоидного к диплоидному уровню. А существование в природе облигатно апомиктичных форм подвергается сомнению (Clausen, 1954; Richards, 1970; Skalinska, 1971; Gadella, 1972; Maleska, 1973; Izmailow, 1976; Asker, 1979; Nogler, 1984). Из всего этого следует, что в пределах данного (как, вероятно, и любого) агамного комплекса имеет место устойчивое отклонение от полового размножения на всех уровнях (от диплоидного до высокополиплоидного) и любой вид комплекса с точки зрения системы семенного размножения находится в состоянии динамического равновесия амфи- и апомиксиса.

Только благодаря агамоспермии реализуется в данном агамокомплексе уникальная возможность межродовой гибридизации. Морфотип *Bothriochloa glabra* (4x, 6x) экспериментально воспроизводится при гибридизации *B. intermedia* × *Capillipedium parviflorum*, а морфотип *B. grahamii* (4x, 6x) — при гибридизации *B. intermedia* × × *Dichanthium annulatum*. Тот и другой — полноценные широко распространенные таксономические виды, размножающиеся факультативно апомиктично, т. е. частично образующие семена половым путем. Эти межродовые гибриды цитогенетически ведут себя подобно сегментным аллотетраплоидам (т. е. имеют значительное число гомологичных хромосомных сегментов и в мейозе часть хромосом образует мультиваленты) и сохраняют единство типа, даже когда размножаются сексуально (Wet, Harlan, 1970). Примечательно, что по результатам цитогенетического и гибридологического анализов вид *B. intermedia* состоит из популяций тетра-, гекса- и октоплоидов, облигатно апомиктичен, не имеет вкраплений диплоидных половых популяций, не продуцирует дигаплоиды и характеризуется цитогенетически как гемиавтополиплоид (т. е. в мейозе частично ведет себя как аллополиплоид) (Wet, 1968а). Виды же *Dichanthium annulatum* и *Capillipedium parviflorum* состоят из факультативно апомиктичных тетраплоидов, в ареал которых спорадически вкраплены половые диплоидные популяции, возникшие в результате дигаплоидизации тетраплоидов (Wet et al., 1963); т. е. последние два вида являются истинными автотетраплоидами, а *Bothriochloa intermedia* — вероятно, неоднородным по степени плоидности аллополиплоидом.[1] Сохранение при гибридизации автотетраплоидов и аллополиплоидов частичной сексуальности, способности образования у части хромосом мультивалентов в мейозе и единства типа даже при половом воспроизводстве, вероятно, возможно в том случае, если родительские формы этих гибридных комбинаций обладают частично гомологичными геномами.[2]

Не исключено, что и сам род *Bothriochloa* является продуктом межродовой гибридизации между *Capillipedium* (например, *C. parviflorum*) и *Dichanthium* (например, *D. annulatum*), оказавшейся возможной только благодаря агамоспермии. Сборный вид *Bothriochloa intermedia*, возможно, исходный вид, на базе которого при участии синтезогенеза, последующего расщепления гибридных форм, мутационного процесса и естественного отбора могли возникнуть прочие виды рода, так как именно через него они еще и в настоящее время связаны потоком генов. В противном случае остается трудно объяснимым: а) почему *B. intermedia* относительно легко гибридизирует с образованием в большинстве случаев факультативно апомиктичных форм с широким кругом видов данного рода и даже двумя видами двух соседних родов, а те в свою очередь друг от друга остаются генетически абсолютно изолированными либо гибридизируют с формами, по отношению к которым генетически изолированным оказывается *B. intermedia* (рис. 3); б) почему оказываются в состоянии хотя и частично, но размножаться сексуально межродовые гибриды, причем как с *Capillipedium*, так и с *Dichanthium*; в) почему межродовые гибриды между авто- и аллополиплоидами имеют частичную гомологию с образованием мультивалентов в мейозе и не расщепляются при сексуальном размножении.

Если допустить гибридогенное возникновение вида *Bothriochloa intermedia* как результат межродовой гибридизации, то все прочие виды рода *Bothriochloa* могут быть поняты как продукты расщепления межродового гибрида и вторичной его гибридизации, а сам род — как находящийся в состоянии еще не окончательно прекратившегося потока генов от родительских родов, но уже усложнившийся до

---

[1] Граница между сегментными аллотетраплоидами и гемиавтотетраплоидами условна и различить их трудно (Ригер, Михаэлис, 1967).

[2] Филогенетически все виды рода *Bothriochloa* выводятся по крайней мере из *Dichanthium* (Wet, 1968b).

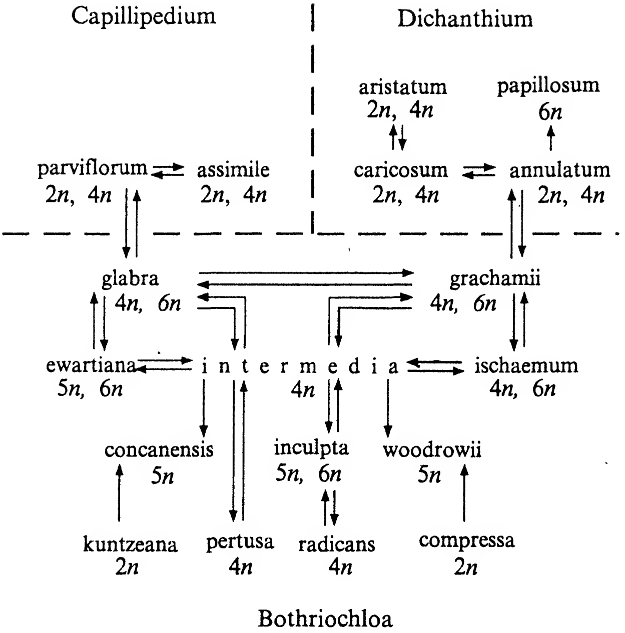


Рис. 3. Схема направлений потока генов в межродовом агамном комплексе *Dichanthium—Bothriochloa—Capillipedium.*

Прерывистая линия — граница между родами; стрелками указано направление потока генов при гибридизации (пояснение в тексте) (по: Wet, Harlan, 1970).

политипического. Более того, только в пределах данного из трех родов имеются и полиплоидные (4x, 6x, 12x, 18x, 22x) половые виды, и, что особенно интересно, в их происхождении известные диплоидные половые виды данного рода напрямую не участвовали и с ними не гибридизируют. В то же время сами половые полиплоиды (*B. ambigua*, например) дают гибриды именно с *B. intermedia* и *B. ischaemum* (Wet, 1968b). Последний в свою очередь скрещивается с межродовым гибридом *B. grachamii.*

Таким образом, данный агамокомплекс во всей полноте являет примеры формообразования путем синтезогенеза причем до уровня межродовой гибридизации. При этом в нем: а) несомненно имело место образование путем межродовой гибридизации частично половых форм, существующих в настоящее время как широко распространенные и хорошо отдифференцированные таксономические виды; б) полиплоидные половые виды (до 22n) в роде *Bothriochloa*, вероятно, возникли от первично половых диплоидных через промежуточные агамоспермные формы; в) возможно, сам род *Bothriochloa* возник как продукт межродовой гибридизации (*Dichanthium* × *Capillipedium*) с участием агамоспермии.

Примечателен, с точки зрения нашего анализа, и агамный комплекс секции *Moriferus* подрода *Rubus*, состоящий из двух ветвей. Европейские ежевики ветви *Moriferi Veri* содержат 5 эндемичных или реликтовых половых диплоидов и громадное число микровидов (Gustafsson, 1946, 1947). А обособленная ветвь *Rubi Corylifolii* содержит всего один таксономический аллотетраплоидный факультативно (т. е. частично) агамоспермный вид *R. caesius* и многочисленные агамоспермные микровиды (Gustafsson, 1943). Интересно, что *R. caesius* легко гибридизирует, с одной стороны, с половыми диплоидами *R. ulmifolius* и *R. tomentosus* из ветви *Moriferi Veri*, а с другой — с половым диплоидом *R. idaeus* из подрода *Idaebatus*. При оплодотворении нередуцированными гаметами половых диплоидов образуются плодовитые (4x) гибридные формы (Gustafsson, 1946, 1947). Это говорит в пользу того, что возникновение обособленной ветви *Rubi Corylifolii* могло явиться следствием межподродовой гибридизации, ставшей возможной только благодаря агамоспермии. Показательно и полное отсутствие в пределах этой ветви диплоидных форм, имеющихся в достаточно большом числе в пределах второй ветви *Moriferus* и в подроде *Idaebatus*. При этом все агамоспермные микровиды ветви *Rubi Corylifolii* являются производными вторичной гибридизации *R. caesius* с различными представителями *Moriferi Veri*. Т. е. в данном случае речь идет об агамном комплексе, охватывающем как минимум два подрода, в котором: а) на базе синтезогенеза и агамоспермии идет интенсивный процесс формообразования; б) возникновение обособленной ветви *Rubi Corylifolii* связано с гибридогенезом, в результате которого возникли факультативно апомиктичный, аллотетраплоидный таксономический вид и многочисленные облигатно агамоспермные микровиды; в) возникновение самого факультативно полового вида *R. caesius* в данной ветви, возможно, связано с межподродовой гибридизацией и несомненно произошло благодаря агамомоспермии.

Интересен в этом отношении и род *Taraxacum*, многочисленные агамоспермные полиплоидные (3х—10х) микровиды которого группируются в 26 таксономических секций, в то время как бóльшая часть из 28 половых диплоидных видов относится к узкоэндемичным или реликтовым формам нескольких примитивных секций. Род считается древним, происходящим из Гималаев и распространившимся в другие регионы. Характерно, что возникновение всего разнообразия агамоспермных форм связывают с глобальным изменением климата в плейстоцене, а происхождение многих агамоспермных секций рода — с гибридизацией между половыми представителями исходных примитивных секций *Borealia* (*Ceratophora*) и *Arctica* (Richards, 1973). Т. е. как и в большинстве агамных комплексов, в роде *Taraxacum* половые формы диплоидны и эндемичны. Они относятся к примитивным секциям, относительно обособленным от секций, к которым относятся агамоспермные микровиды, произошедшие от исходных половых форм путем синтезогенеза. Агамоспермные производные полиплоидны и часто факультативно, а не облигатно агамоспермны. У отдельных видов данного агамокомплекса обнаружены циклы чередования половых диплоидных и апомиктичных триплоидных поколений. Кроме того, на примере *T. hondoense* показано, что в отдельных популяциях зачастую одновременно присутствуют триплоидные и тетраплоидные растения, а в некоторых — тетраплоиды и пентаплоиды (Akther et al., 1993; Morita, 1994). Многообразие агамоспермных микровидов возникло недавно (в эволюционных масштабах времени) и в условиях смены климата. Часть агамоспермных производных достигла при этом уровня таксономических видов, достаточно отдифференцированных от других агамоспермных и половых форм.

Следовательно, и в случае с родом *Taraxacum* мы имеем дело с тем же процессом интенсивного формообразования, но в момент, еще далекий от завершения (нет полиплоидных половых форм, хотя уровень плоидности у агамоспермных достигает 10х; уже возникли самостоятельные секции, в которые объединяются агамоспермные производные широкого спектра форм от локальных микровидов до хорошо отдифференцированных и широко распространенных таксономических видов; ранг секций превосходит видовой уровень). А обнаруживаемые у отдельных видов циклы чередования диплоидных половых и триплоидных апомиктичных поколений или одновременное присутствие в популяциях растений 3х—5х уровней плоидности указывают на то, сколь динамична картина сальтационных трансформаций даже в отдельных популяциях.

Для понимания формообразовательного потенциала апомиксиса интересен и пример агамокомплекса *Crepis occidentalis*. Он состоит минимум из 9 таксономических видов, из которых 7 — сексуальные диплоидные виды, имеющие ограниченные ареалы, а 2 (*C. barbigera* и *C. intermedia*) — агамные, состоящие из сотен полиплоидных (3х—8х) гибридогенных агамоспермных форм. При этом число микровидов относительно велико в областях, близких к центру распространения половых популяций. По периферии области распространения комплекса, напротив, число микровидов меньше, но каждый из них имеет более обширный ареал и более четко отдифференцирован от других. По мере удаления от центральной области растет и уровень плоидности агамоспермных форм (Babcock, Stebbins, 1938). Сама структура комплекса говорит о том, что он представляет собой своего рода формообразовательный «котел», в котором благодаря взаимодействию различных типов семенного размножения и синтезогенеза идет непрерывный процесс образования форм с заселением новых территорий. В рамках анализируемого агамного комплекса таких форм сотни, они разного ранга: от локальных микровидов до широко распространенных апомиктичных видов. Но их разноуровневость скоррелирована с пространственным расположением по отношению к исходным половым видам, т. е. подчиняется четко выраженной закономерности. И на периферии ареала комплекса часть из них достигает ранга полноценного таксономического вида.

Интересно, что в пределах рода *Crepis* основное число хромосом x варьирует (3—11) и только в одной из 27 секций (секц. *Psilochaenia*), в которой распространены апомиктичные формы, основное число велико (x = 11). Оно является вторичным и возникло путем амфидиплоидии в результате скрещивания 8-хромосомных (2x = 8) и 14-хромосомных (2x = 14) форм, что подтверждается морфологическим сходством с видами *Crepis* (x = 4) (Babcock, Stebbins, 1938). Очень вероятно, что исходные для агамоспермных производных половые виды (2x = 22) возникли уже с участием апомиксиса и претерпевают на данном этапе второй цикл сальтационного видообразования с его участием.

В агамокомплексе *Potentilla argentea* диплоиды являются факультативными апомиктами, а их автотетраплоиды размножаются облигатно амфимиктично (Asker, 1971, 1977). Сходная картина наблюдается и в агамокомплексе *P. gracilis*, в составе которого нет половых диплоидов, но имеется по крайней мере один половой полиплоид *P. pectinisecta* (6x) (Clausen et al., 1940, цит. по: Грант, 1984). Формы этого агамокомплекса явно вторичны, в нем вообще нет форм низкой плоидности. Очевидно, в возникновении обоих комплексов участвовали и синтезогенез, и агамоспермия. А сама их структура демонстрирует реальность возврата агамоспермных форм к сексуальному воспроизводству. Диплоиды, вероятно, являются гибридными формами и воспроизводятся преимущественно агамоспермно, но постоянно продуцируют нередуцированные гаметы, при слиянии которых образуются половые автотетраплоиды.

В агамокомплексах *Poa pratensis* и *P. palustris* половые формы — низкие полиплоиды, а формы более высокой плоидности — апомикты (Gustafsson, 1946, 1947). То же самое имеет место у *Bouteloua curtipendula* с основным числом хромосом x = 10, вероятно, являющимся результатом амфиплоидии. При этом формы с 2n 20—52 — половые, формы 2n 52—103 — агамоспермные (Freter, Brown, 1955). А в роде *Calamagrostis* (*C. purpurea*, *C. canadensis* и др.) самый низкий уровень плоидности тетраплоидный 2n = 4x = 28. При этом на всех уровнях четной плоидности (4x—12x) встречаются и половые, и агамоспермные формы, анеуплоиды и формы нечетной плоидности в подавляющем числе агамоспермны (Nygren, 1954). Широко встречаются гибридные формы, воспроизводящиеся почти исключительно агамоспермно, а не сексуально (Nygren, 1962).

Свет на природу формообразования при агамоспермии проливают и исследования в подроде *Pilosella* рода *Hieracium*. Род объединяет 4 подрода, 2 из которых (*Hieracium* и *Pilosella*) содержат большое число апомиктичных видов. Пожалуй, это самый богатый апомиктичными формами род. Правда, некоторые авторы выделяют указанные 2 подрода в качестве самостоятельных родов. По данным литературы, среди исследованных цитогенетически видов оказалось 83 диплоидных, 110 триплоидных, 66 тетраплоидных, 21 пентаплоидных, 6 гексаплоидных, 4 гептаплоидных, по 1 окто- и нонаплоидных и 2 декаплоидных вида (Stace et al., 1995). Все диплоидные и некоторые тетраплоидные виды относят к половым, остальные — к апомиктичным. Однако исследования по определению уровня плоидности, а особенно по выявлению способа семенного воспроизводства, в подавляющем большинстве очень фрагментарны и вряд ли позволяют сделать бесспорные выводы.

У многих из этих видов цитогенетическая структура и биология размножения может быть гораздо более сложной, так как при более обстоятельных исследованиях даже в пределах одного вида (*Heracium pilosella*) обнаружены расы разных уровней плоидности (от 2n = 18 до 2n = 90). При этом выявлено, что расам четной плоидности (4x = 36, 6x = 54) свойственно половое воспроизводство, а расам нечетной плоидности (5x = 45, 7x = 63) — факультативно апомиктичное; диплоиды (2x) и высокие полиплоиды (8x—10x) редки (Gadella, 1987, 1988, 1992; Pogan, Wcislo, 1995), т. е. в пределах одного вида одни популяции или цитотипы размножаются сексуально, другие апомиктично: на уровнях плоидности, которые дают хромосомную сбалансированность геномов, реализуется половое воспроизводство, а при нечетной плоидности — апомиктичное. Двойные и тройные гибриды *H. pilosella* (2n = 36, 54) с диплоидными половыми формами (*H. peleterianum*, *H. hoppeanum*, *H. lactucella*, *H. pilosella*) (2n = 18) в случае, если они имели четный уровень плоидности, воспроизводились сексуально, триплоидные были стерильны, а пентаплоидные — апомиктичными (Gadella, 1992). Гибриды между *H. pilosella* (2n = 36, 54) и апомиктичным *H. caespitosum* (2n = 36) были триплоидными (2n = 27) и пентаплоидными (2n = 45) и воспроизводились апомиктично. Вероятно, при более полном исследовании у многих видов обнаружится картина, близкая к той, что описана у *H. pilosella*. А все вышеупомянутые примеры из других агамных комплексов с циклической или нециклической сменой способа семенного воспроизводства при переходе с одного уровня плоидности на другой, вероятно, связаны со степенью хромосомной сбалансированности геномов.

Таким образом, структура проанализированных агамных комплексов говорит в пользу того, что они отражают собой картину динамичного процесса формообразования. И суть процессов, идущих в них, очевидно, не в замкнутом цикле создания единого генофонда компиловида, как это предлагали J. M. J. de Wet, J. R. Harlan (1970), а в поддержании и закреплении изменчивости при возможности подхватывать сальтационные генные трансформации и обеспечивать воспроизводство синтезогенетических (до межродовых) комбинаций. При этом хромосомно сбалансированные формы низких уровней плоидности, при которых еще не возникают сложности с расхождением хромосом в мейозе, тяготеют к сексуальному воспроизводству, хромосомно несбалансированные (при нечетной полиплоидии, анеуплоидии, отдаленной гибридизации без амфиплоидии) — к агамоспермному воспроизводству. Очевидно, что существование подобного рода комплексов оказывается возможным только благодаря динамическому равновесию апо-амфимиктичных систем размножения. Полиплоидные и гибридные комплексы, характеризующиеся облигатно половым воспроизводством, никогда не имеют столь сложной структуры (Грант, 1984). Вполне возможно, что формировались они в условиях динамического равновесия апо-амфимиксиса и представляют собой старые комплексы, потерявшие эволюционную пластичность в силу утраты этого равновесного состояния.

В агамокомплексах половые виды с высокой частотой продуцируют нередуцированные гаметы (Harlan, Wet, 1975; Nogler, 1984). Высоковероятным остается при этом партеногенетическое развитие семян (Savidan, 1991), и относить их к облигатно половым нет оснований. Это подтверждают и результаты исследований нескольких популяций диплоидных видов *Taraxacum serotinum* и *Hieracium umbellatum*, считающихся облигатно половыми. Показано, что растения из этих популяций продуцируют с частотой около 1 % партеногенетические зародыши, развивающийся автономно эндосперм или то и другое совместно (Кашин, Чернышова, 1997). К тому же в пределах полового диплоидного вида *H. umbellatum* (2n = 18) ранее были обнаружены апомиктичные формы: *H. umbellatum* var. *apomicta* (2n = 18) и *H. umbellatum* var. *linearifolium* (2n = 27), возникшая путем внутривидовой гибридизации (Gentcheft, 1941).[3] С другой стороны, существование облигатно апомиктичных форм сомнительно, т. е. все формы комплекса находятся в состоянии динамического равновесия амфи- и апомиксиса.

---

[3] У *H. umbellatum* выявлен и полиплоидный ряд от 2x = 18 до 6x = 54 (Хромосомные..., 1969).

Возможна ли трансформация апомиктичного вида в биологический?

Парадокс состоит в том, что все признают роль агамоспермии в «сохранении гибридности», но не допускают, что с этим может быть связано синтезогенетическое видообразование. При этом считается невозможным возврат агамоспермных форм к сексуальному воспроизводству с последующей интеграцией в биологический вид. Поэтому максимальным результатом синтезогенеза в пределах агамных комплексов видится лишь агамоспермный микровид, а не полноценный биологический вид (Грант, 1984). Это выглядит абсолютно нелогичным. Если даже у животных при гибридогенезе реален возврат к половому воспроизводству (Боркин, Даревский, 1980; Боркин, 1984; Васильев и др., 1993), непонятно почему подобное невозможно у цветковых, при том что реальность облигатно апомиктичных форм вообще ставится под сомнение. К тому же абсолютное большинство агамоспермных видов псевдогамны. Это означает, что процесс опыления и оплодотворения у них реализуется, просто оно из двойного превращается в одиночное, но обязательное для нормального развития семян, что в свою очередь сохраняет возможность возврата к полноценному двойному оплодотворению. Да и в полной мере, включая редукционное деление и оплодотворение мегагамет, половой процесс в силу факультативности апомиксиса у таких форм с определенной частотой реализуется. Т. е. нет видимых причин не допускать, что при восстановлении хромосомной сбалансированности геномов, например, динамическое равновесие апо- и амфимиксиса у таких форм не сместилось бы в сторону облигатного амфимиксиса.

Мы, безусловно, еще очень мало знаем о факторах, определяющих переключение на тот или иной путь семенной репродукции. Однако не вызывает сомнения, что это — физиологически регулируемый процесс (Кашин, Куприянов, 1993).

Выше приводились аргументы в пользу того, что у форм с генетически детерминированным апомиксисом для его проявления важное значение имеет степень хромосомной сбалансированности геномов. По крайней мере при ее достижении у таких форм нет непреодолимых препятствий для возврата к облигатно половому воспроизводству. Вероятно, в условиях смены сред обитания или на длительном временнóм протяжении этот возврат оказывается неизбежным. О том же говорит наличие в агамных комплексах полиплоидных половых видов.

Механизмы поддержания динамического равновесия апо-амфимиксиса

У апоспоровых апомиктов частота формирования апоспорических, а соответственно и эуспорических зародышевых мешков существенно зависит от регулирующего действия внешних условий (фотопериода, температуры) (Knox, 1967; Saran, Wet, 1976; Nogler, 1984; Hussey et al., 1991). У диплоспоровых апомиктов от внешних условий зависит, по какому пути (эуспорическому или диплоспорическому) будет идти развитие зародышевого мешка из археспориальной клетки (Nygren, 1946; Sparvoli, 1960). При этом одни и те же формы могут вести себя в различных условиях и при различных генотипах то почти как облигатные апомикты, то почти как облигатные амфимикты.

На примере некоторых апомиктичных видов *Taraxacum* и *Hieracium* показано, что частота апомиксиса, выявленная цитоэмбриологически, существенно ниже той, что обнаруживается по завязываемости семян (Кашин, Чернышова, 1997). Очевидно, к моменту цветения далеко не во всех цветках нередуцированные гаметы индуцируются к партеногенетическому развитию, т. е. остается высоковероятным их оплодотворение с образованием форм более высокой, чем родительская, плоидности.

Подобное уже предполагалось для апомиктичных видов *Taraxacum* секции *Palustria*, у которых весной фактически во всех цветках имеет место преждевременное развитие зародыша до цветения, а к осени возрастает частота семяпочек с задержкой в развитии, т. е. без преждевременной эмбрионии (Maleska, 1973). У последних возрастают шансы на оплодотворение. Именно по этой причине, вероятно, в популяциях *T. hondoense* обнаружены растения нескольких уровней плоидности (Akhter et al., 1993), т. е. и на стадии активации мегагамет к развитию у апомиктов с определенной частотой реализуются как апозиготия, так и зиготия.

Таким образом, у факультативных апомиктов (а это либо подавляющее большинство, либо все агамоспермные формы) на двух узловых стадиях воспроизводства (спорогенез и зиготогенез) имеют место полные динамизма процессы, при которых в каждом конкретном случае решается дилемма: эуспорический или апомейотический сформируется мегагаметофит, зиготический или азиготический разовьется зародыш. В «принятии решения» участвуют как экзогенные (преимущественно климатические), так и эндогенные факторы (степень хромосомной сбалансированности генома, градиенты физиологически активных веществ в семяпочке и т. п.). Такие формы в системе семенного воспроизводства постоянно реализуют или имеют в потенциях весь спектр своих возможностей.

Схема возникновения агамного комплекса

Агамный комплекс, вероятно, начинает свою историю с возникновения у половых видов по причинам эпигенетического порядка способности стабильно продуцировать нередуцированные гаметы. Это в свою очередь существенно повышает вероятность активации клеток гаметофита к развитию без оплодотворения и расширяет возможности по крайней мере синтезогенетического формообразования, в орбиту которого втягиваются все новые и новые виды (в том числе из других родов, а потенциально — и других семейств) и более высокие уровни плоидности. Схему происходящих процессов можно представить в следующем виде (рис. 4). Половые диплоиды продуцируют нередуцированные гаметы, которые при гибридизации с родительскими или неродственными генотипами дают триплоидные апомиктичные формы. Триплоидные формы при гибридизации с половыми диплоидами дают авто- или аллотетраплоиды, размножающиеся сексуально или апомиктично. Тетраплоиды обоих типов возникают и при гибридизации апомиктичных диплоидных форм и могут реверсировать к стерильным или сексуальным дигаплоидам. При гибридизации же с половыми диплоидами агамоспермные тетраплоиды дают пентаплоиды и т. д. на всех уровнях плоидности. Все это сопровождается интенсивной гибридизацией достаточно отдаленных форм, способностью длительное время поддерживать агамоспермное воспроизводство. Потенциально становится возможным гибридогенез между далеко отстоящими филогенетическими ветвями до родов, семейств и т. п. При этом апомикты, хромосомно несбалансированные (нечетной плоидности, анеуплоиды, с неродственными геномами), пребывают как бы в состоянии активного ожидания возможности формирования хромосомно сбалансированных геномов. При достижении такой сбалансированности форма оказывается в состоянии вернуться к половому воспроизводству, способности к которому она, собственно, никогда и не теряла. Ни одна другая система воспроизводства у многоклеточных не дает столь уникальных возможностей.

Кстати сказать, амфиплоидия в эволюционном плане — фактически исключительно следствие нередукции, а не спонтанной соматической полиплоидии. Нередукция же, как известно, есть элемент апомиксиса, т. е. в возникновении амфиплоидных новых видов в подавляющем большинстве случаев первостепенную роль должны были играть либо апомиксис как способ размножения, либо спонтанная разовая нередукция как элемент все того же апомиксиса в так называемой нерегулярной форме.

В пользу того, что агамокомплексы трансформируются в конце концов в половые, говорит и то, что мы почти не знаем примеров агамных комплексов, разрушенная

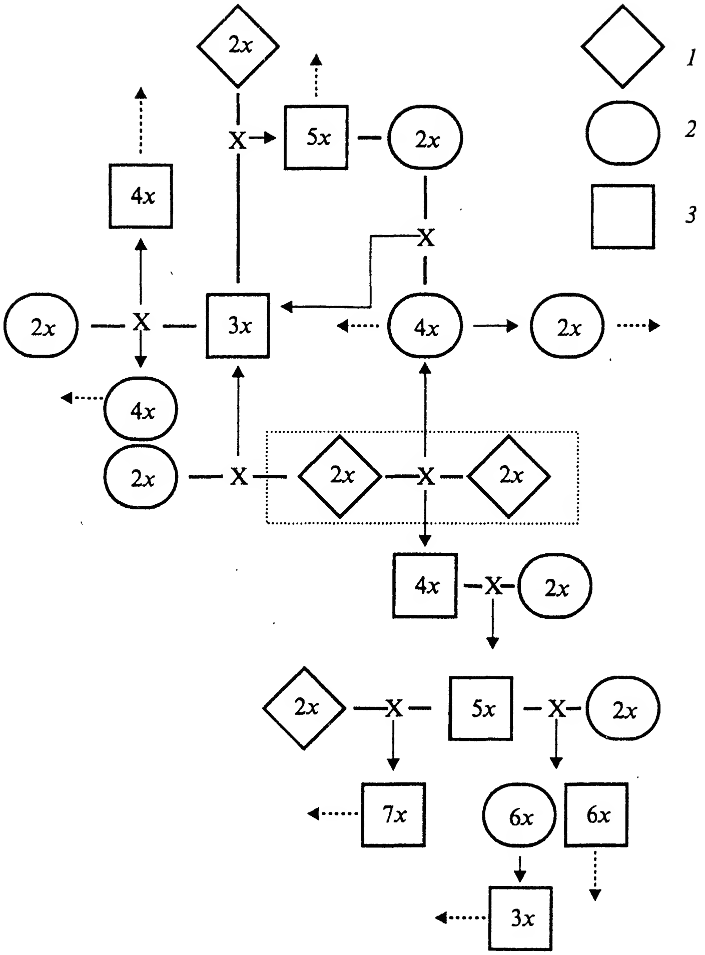


Рис. 4. Схема усложнения структуры агамного комплекса при возникновении динамического равновесия амфи-апомиктичных систем семенного размножения у покрытосеменных (пояснение в тексте).

X — гибридизация близко- и отдаленно-родственных форм. *1* — гаметы; *2* — половые формы; *3* — апомиктичные формы; пунктирные стрелки — пути дальнейшего усложнения структуры агамного комплекса.

структура которых свидетельствовала бы о деградации его, за исключением, может быть, *Houttuynia cordata* (*Saururaceae*) (Babcock, Stebbins, 1930).

Представление о том, что половые формы в агамокомплексах исключительно диплоидны и первичны по отношению к агамоспермным полиплоидным производным, тоже далеко не соответствует действительности. Вторично полиплоидные половые виды есть по крайней мере в агамокомплексах родов *Bothriochloa*, *Poa*, *Calamagrostis*, *Bouteloua* (*Poaceae*); *Sorbus*, *Cotoneaster*, *Potentilla* (*Rosaceae*); *Antennaria*, *Parthenium*, *Hieracium* (*Asteraceae*) и т. п.

Таким образом, агамные комплексы есть следствие интенсивного сальтационного, по крайней мере синтезогенетического видо- и родообразования, реализующихся благодаря установлению динамического равновесия между апо- и амфимиксисом. Если же в эволюции имели место факты гибридогенного образования семейств или самого отдела цветковых, то это представляется возможным исключительно при участии агамоспермии.

Очевидно, именно интенсивный процесс видообразования приводит к сложной структуре агамных комплексов, бóльшая часть форм в которых находится в стадии становления. Поэтому столь сложной в решении оказывается у апомиктов проблема вида. Облигатно половые виды агамных комплексов — несомненно настоящие биологические виды, но апомиктичные — промежуточные формы, часть из которых в своем генезисе в состоянии стать и со временем становятся биологическими видами.

Работа частично выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-49032).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М., 1989. 328 с.

Ананьев Е. В., Чернышев А. И. Молекулярная организация генома растений // Организация генома. М., 1989. С. 218—236.

Антонов А. С. Структура и эволюция ДНК покрытосеменных растений // Геном растений. Киев, 1988. С. 21—42.

Астауров Б. Л. Экспериментальная полиплоидия и гипотеза непрямого (опосредованного партеногенезом) происхождения естественной полиплоидии у бисексуальных животных // Генетика. 1969. Т. 7. С. 129—148.

Боркин Л. Я. Неортодоксальное видообразование у амфибий // Макроэволюция: Матер. I Всесоюз. конф. по пробл. эволюции. М., 1984. С. 43—44.

Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41. № 4. С. 485—506.

Васильев В. П., Васильева Е. Д., Осинов А. Г. Эволюция диплоидно-триплоидно-тетраплоидного комплекса рода *Cobitis* (*Cobitidae*) // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М., 1993. С. 6—33.

Готшлак В. Полиплоидия в эволюции высших растений // Современные достижения молекулярной биологии хромосом и клеток. Алма-Ата, 1989. С. 7—45.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Дулитт У. Ф. Четырнадцать месяцев концепции «эгоистической» ДНК // Эволюция генома. М., 1986. С. 13—39.

Завадский К. М. О причинах эволюции в сторону арогенеза // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 135—148.

Кашин А. С. Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59. № 2. С. 171—191.

Кашин А. С., Куприянов П. Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений: онто- и филогенетические аспекты проблемы. Саратов, 1993. 196 с.

Кашин А. С., Чернышова М. П. Частота апомиксиса в популяциях некоторых видов *Taraxacum* и *Hieracium* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 14—24.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974. 460 с.

Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., 1973. 227 с.

Попов М. Г. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика // Избр. тр. Киев, 1983. Ч. 2. С. 281—479.

Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. М., 1967. 607 с.

Рис Г., Дженкинс Дж., Хатчинсон Дж. О генотипических эффектах изменений ДНК // Эволюция генома. М., 1986. С. 281—290.

Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. М., 1986.

Северцов А. С. Введение в теорию эволюции. М., 1981. 272 с.

Стеббинс Дж. Л., Айала Ф. Х. Эволюция дарвинизма // В мире науки. 1985. № 9. С. 13—39.

Стегний В. Н. Системная реорганизация генома при видообразовании // Пробл. генетики и теории эволюции. Новосибирск, 1991. С. 242—252.

Стегний В. Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Новосибирск, 1993. 110 с.

Татаринов Л. П. Сальтационизм в современных теориях эволюции // Дарвинизм: история и современность. Л., 1988. С. 108—123.

Тахтаджян А. Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1593—1603.

Флейвелл Р. Амплификация, делеция и перегруппировка последовательностей: основные источники изменчивости в процессе дивергенции видов // Эволюция генома. М., 1986. С. 291—312.

Флейвелл Р. Повторяющиеся последовательности и изменения генома // Мобильность генома. М., 1990. С. 146—164.

Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. 926 с.

Цвелёв Н. Н. Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция. Л., 1987. 74 с.

Akther S., Morita T., Yoshida Y. Clonal diversity in the agamospermous polyploids of *Taraxacum hondoense* in Northern Honshu, Japan // Plant Res. 1993. Vol. 106. N . P. 167—179.

Anderson E. Origin of the Angiosperms. Nature. 1934. Vol. 133. 462 p.

Asker S. Apomixis and sexuality in the *Potentilla* argentea complex. I—III // Hereditas. 1970a. Bd 66. H. 1. S. 127—143; 1970b. Bd 66. H. 2. S. 189—204; 1971. Bd 67. H. 1. S. 111—142.

Asker S. Pseudogamy, hybridization and evolution in *Potentilla* // Hereditas. 1977. Bd 87. H. 2. S. 179—184.

Asker S. Progress in apomixis research // Hereditas. 1979. Bd 66. H. 2. S. 231—240.

Averett J. E. Polyploidy in Plant taxa: Summary // Polyploidy in Plant, biological relevance. New York, 1980. P. 269—273.

Babcock E. B., Stebbins G. L. The American species of *Crepis*. Their interrelationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. Washington, 1930. 199 p. (Publ. Carnegie Inst. N 504).

Bara J. J. Reproduction — a factor of plant evolution // Acta Soc. bot. pol. 1989. Vol. 58. N 1. P. 127—139.

Carson H. L. Speciation as a mayor reorganization of polygenic balances // Mechanisms of Speciation. Liss., 1982. P. 411—433.

Clausen J. Partial apomixis as an equilibrium system in evolution // Caryologia. 1954. Vol. 6. N 1—3. P. 469—479.

Cole C. J. Newly attained polyploidy and/or clonal reproduction in animals: the brink of extinction or threshold to new prontiers // Polyploidy, biological relevance. New York, 1980. P. 539—541.

Darlington C. D. Recent advances in cytology. London, 1932. 559 p.

Doll R. Apomixis und Speciation in den Gattungen *Taraxacum* und *Hondrilla* // Feddes Repertorium. 1976. Bd 87. H. 7—8. S. 483—492.

Freter L. E., Brown W. V. A cytotaxonomic stady of *Bouteloua curtipendula* and *B. unilora* // Bull. Torrey Bot. Club. 1955. Vol. 82. P. 121—130.

Gadella T. W. J. Biosystematic studies in *Hieracium pilosella* L. and some related species of the subgenus *Pilosella* // Bot. Notis. 1972. Bd 25. N 4. S. 361—369.

Gadella T. W. J. Sexual tetraploid and apomictic pentaploid populations of *Hieracium pilosella* (*Compositae*) // Plant Syst. Evol. 1987. Vol. 157. N 3-4. P. 219—245.

Gadella T. W. J. Some notes on the origin of polyploidy in *Hieracium pilosella* aggr. // Acta Bot. Neerl. 1988. Vol. 37. N 4. P. 515—522.

Gadella T. W. J. Notes on some triple and inter-sectionnal hybrids in *Hieracium pilosella* L. subgenus *Pilosella* (Hill) S. F. Gray // Reprinted from Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch., 1992. Vol. 95. N 1. P. 51—63.

Gentcheft C. Degenerative phenomens in the male gametophytes of *Hieracium* in relation to mitotic behavior of the cell // Yearb. Univ. st. Kliment Ochridsky. Sofia. 1941. Vol. 19. P. 107—150.

Gustafsson A. The genesis of European blackberry flora // Lunds. univ. Arsskrift. 1943. Bd 39. N 6. S. 1—200.

Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Pt I—III // Lunds. univ. Arsskrift. 1946. Bd 42. S. 1—68; 1947. Bd 43. S. 69—370.

Harlan J. R., Wet J. M. J. de, On O. Winge and a prayer: The origins of poliploidy // Bot. Rev. 1975. Vol. 41. P. 361—390.

Hussey M. A., Bashaw E. C., Hignight K. W., Dahmer M. L. Influence of photoperiod on the frequency of sexual embryos sacs in facultative apomictic buffelgrass // Euphytica. 1991. Vol. 54. P. 141—145.

Izmailov R. Problem of apomixis in the *Ranunculus auricomus* group // Acta biol. Krakov. Ser. bot. 1976. Vol. 19. P. 15—28.

Knox R. B. Apomixis: seasonal and population differences in a grass // Science. 1967. Vol. 157. P. 325—326.

Lalewski K. Some deas on the origin of species // J. Bengal. Natur. Hist. Soc. 1987. Vol. 6. N 2. P. 5—109.

Lokki J., Saura A. Polyploidy in Insect evolution. New York, 1980. P. 277—312.

Maleska J. Problems of the mode of reproduction in microspecies of *Taraxacum* section *Palustria* Dalstedt. // Acta biol. Krakov. Ser. Bot. 1973. Vol. 16. P. 37—84.

Morita T. Phytogeography and speciation of *Taraxacum* (*Asteraceae*) in East Asia // Korean J. Plant Taxonomy. 1994. Vol. 24. N 3. P. 145—155.

Morita T., Sterk A. A., Nijs J. C. M. den. The significance of agamospermous triploid pollen donors in the sexual relationships between dilpoids and triploids in *Taraxacum* (*Compositae*) // Plant Species Biol. 1990. Vol. 5. P. 167—176.

Nijs J. C. M. den, Sterk A. A. Cytogeographical studies of *Taraxacum* sectio *Taraxacum* in France and adjacent parts of Italy and Switzerland, including some Taxonomic remarks 1 // Acta Bot. Neerl. 1984. Vol. 33. P. 1—24.

Nogler G. A. Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms. Berlin e. a., 1984. P. 475—518.

Nygren A. The genesis of some Scandinavian species of *Calamagrostis* // Hereditas. 1946. Vol. 32. P. 131—262.

Nygren A. Investigation on Nord American *Calamagrostis.* I. // Hereditas. 1954. Vol. 401. P. 377—396.

Nygren A. Artificial and natural hybridization in European *Calamagrostis* // Symb. Bot. Upsal. 1962. Vol. 17. N 3. P. 5—105.

Pogan E., Wcislo H. Embryological analysis of *Hieracium pilosella* L. from Poland // Acta Biologia Crasoviensia. Ser. Botanica. 1995. Vol. 37. P. 53—61.

Pollard Je. W. The moveable genome. Weismann's doctrine and new models for speciation // Biol. Forum (ex.: «Rif. Biol.»). 1987. Vol. 80. N 1. P. 11—54.

Read J. C., Bashaw E. C. Cytotaxonomic relationship and the role of apomixis inn speciation in buffelgrass and birdwoodgrass // Crop science. 1969. Vol. 9. N 6. P. 805—806.

Rensch B. Probleme der berichteten Entwicklung und der Bouplanentctehung. Munchen, 1951. 419 p.

Richards A. J. Eutriploid facultativ agamospermy in *Taraxacum* // New Phytol. 1970. Vol. 69. P. 761—774.

Richards A. The origin of *Taraxacum* agamospecies // Bot. J. Linn. Soc. 1973. Vol. 66. P. 189—211.

Robertson M. Split genes: the meaning of nonsense DNA // New Sci. 1983. Vol. 99. N 1368. P. 262—265.

Saran S., Wet J. M. J. de. Environmental control of reproduction in *Dichanthium intermedium* // J. Cytol. Genet. 1976. Vol. 11. P. 22—28.

Savidan Y. H. Nature et heredite de L'apomixie chez *Panicum maximum* Jacq. // Travaux et documents de L'ORSTOM. 1982. Vol. 153. P. 3—159.

Savidan Y. H. Do we need a classification of apomictic types? // Apomixis Newsletter. 1991. N 3. P. 27—29.

Skalinska M. Experimental and embryological studies in *Hieracium aurantiacum* L. // Acta biol. Krakov. Ser. bot. 1971. Vol. 14. N 2. P. 139—152.

Sparvoli E. Osservazioni cito-embriologiche in *Eupatorium riparium* Reg. II. Megasporogenesi e sviluppo del gametofito femminile // Ann. di Bot. (Rome). 1960. Vol. 26. P. 481—504.

Stace C. A., Gornall R. J., Squirrell J., Shi Y. Chromosome numbers in *Hieracium* L. section *Alpina* (Fries) F. N. Williams // Watsonia. 1995. Vol. 20. N 4. P. 367—377.

Stanley S. M. Macroevolution. San Francisco, 1979. 332 p.

Stebbins G. L. Variation and evolution in plants. New York, 1950. 643 p.

Stebbins G. L. The role of hybridization in evolution // Proc. Amer. Phil. Soc. 1959. Vol. 103. P. 231—251.

Wet J. M. J. de, Borgaonkar D. S., Richardson W. I. Chromosome number and mode of reproduction in the *Bothriochloininae* // Caryologia. 1963. Vol. 16. N 1. P. 47—55.

Wet J. M. J. de. Diploid-tetraploid-haploid cycles and the origin of variability in *Dichanthium* agamospecies // Evolution. 1968a. Vol. 22. N 2. P. 394—397.

Wet J. M. J. de. Biosistematics of the *Bothriochloa barbinodis* complex (*Gramineae*) // Amer. J. Bot. 1968b. Vol. 55. N 10. P. 1246—1250.

Wet J. M. J. de, Harlan J. R. Apomixis, polyploidy and speciation in *Dichanthium* // Evolution. 1970. Vol. 24. N 2. P. 270—277.

Саратовский государственный
университет им. Н. Г. Чернышевского

Получено 23 IV 1997

SUMMARY

Based on the data on synthesogenesis, it is demonstrated an essential role of apomixis in saltatory speciation. A large number of species having synthesogenetic nature among angiosperms (up to 50—70 %), refutes the view of the dominating role of gradualism in speciation. A close connection between apomixis, polyploidy and hybridogenesis testifies to role of apomixis in this process. Based on the results of an analysis of some agamic complexes structure (*Dichanthium—Bothriochloa—Capillipedium*, *Rubus*, *Taraxacum*, *Crepis*, *Potentilla*, *Poa*, *Calamagrostis*, *Pilosella*) it is shown that there is an intensive process of synthesogenic formation, including distant hybridization at least up to intergeneric level, and also auto- and allopolyploidy. There are several listed examples of secondary sexual forms in agamocomplexes which are most likely recurrent to sexuality from apomictic mode of reproduction. It is shown that agamospermous forms which have originated by synthesogenesis, in the case of balanced genomes, tend to return to sexual reproduction and hence to be transformed to biological species.

It is stated that apomictic systems of reproduction incredibly widening opportunities of synthesogenetic speciation are on the other hand systems of «waiting» and restoration of genetical balance which, being achieved, makes in fact sexual reproduction inevitable.

It is proved that not only obligate apomictic forms but also obligate amphymictic ones are absent in boundaries of agamic complexes. All of them are in a state of dynamic equilibrium between amphymixis and apomixis. This leads eventually to increased complication of agamic complex structure (through polyploidization, hybridogenesis and other kinds of saltatory variability). It is supposed that conservation and partial realization of potentials to sexual reproduction under apomixis always retain «a chance» of its restoration in forms which have achieved balanced genetical structure. This, ultimately, has to lead to the transformation of apomictic microspecies into the sure biological species.

УДК 582.29 (571.53) : 581.526.44

© И. Н. Урбанавичене, Г. П. Урбанавичюс

ЛИШАЙНИКИ НА *POPULUS SUAVEOLENS* (*SALICACEAE*) В ЮЖНОМ ПРИБАЙКАЛЬЕ

I. N. URBANAVICHENE, G. P. URBANAVICHUS. LICHENS ON *POPULUS SUAVEOLENS* (*SALICACEAE*) IN SOUTHERN BAIKAL REGION

Приведено 155 видов лишайников, произрастающих на *Populus suaveolens* в Южном Прибайкалье, дана общая характеристика видового состава, 24 вида впервые указаны для этого региона. Рассматриваются распространение и условия произрастания эпифитных лишайников на тополях в долинах рек северного макросклона хребта Хамар-Дабан. Отмечено, что в условиях Южного Прибайкалья *Populus suaveolens* является эдификатором для целого ряда видов эпифитных лишайников.

Ключевые слова: эпифитные лишайники, *Populus suaveolens*, Прибайкалье.

Значительная часть территории Южного Прибайкалья занята горной темнохвойной тайгой из пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb., кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour. и ели *Picea obovata* Ledeb. Леса из тополя душистого *Populus suaveolens* Fischer здесь широко распространены, но имеют ограниченные площади в пределах речных долин (тополь заселяет острова, низкие пойменные, реже — более высокие надпойменные террасы). Основные массивы тополевников в руслах рек тянутся неширокой полосой (от нескольких десятков до 300—500 м в поперечнике), поднимаясь по долинам до 700—800, реже — до 1000—1100 м над ур. м.

Для эпифитных лишайников тополь душистый представляет широкий набор условий местообитаний. Высокое видовое разнообразие лишайников, обитающих на *Populus suaveolens*, несомненно связано с особенностями произрастания и формирования тополевых лесов Хамар-Дабана.

P. suaveolens активно возобновляется на свежих аллювиальных отложениях, образующих открытые песчано-галечниковые острова и косы, что связано с его повышенным светолюбием (Дутина, 1979). Тополевники образуют серийные сообщества, возраст которых увеличивается по мере удаления от русла реки. Старовозрастные массивы располагаются на высоких участках надпойменных террас, представляющих более поздние стадии развития речных долин. В таких древостоях совместно с *P. suaveolens* произрастают ель, пихта, кедр и береза, впоследствии замещающие тополь и образующие смешанные долинные леса с подлеском из крупноствольных рябины, черемухи, душекии и ивы.

В Южном Прибайкалье с его мягким, влажным климатом *P. suaveolens* в пределах своего ареала находится в наиболее благоприятных климатических условиях, сравнимых с таковыми в бассейне р. Амур (Зархина, 1966). Здесь он долговечен (встречаются древостои в возрасте 200—220 лет) и достигает крупных размеров: средняя высота 30—33 м (до 35 м) и средний диаметр 80—90 см (до 150—180 см).

Тополевые леса Южного Прибайкалья отличаются значительным числом ассоциаций и высокой флористической насыщенностью. Всего для этого района выявлено 14 ассоциаций тополевых лесов, в подлеске отмечено до 17 видов различных кустарников, в травяном покрове встречается около 150 видов сосудистых растений (Дутина, Рогова, 1979).

В районе наших исследований ассоциации тополевых лесов представлены в основном тополевниками влажными разнотравно-вейниковыми, папоротниковыми, высокотравными, анемоновыми, на более сухих участках — низкотравными, грушанковыми, майниковыми. В средней части речных долин разреженные тополевые леса перемежаются высокотравными луговыми полянами.

Цель настоящей работы — установить и проанализировать видовой состав эпифитных лишайников, произрастающих на тополе душистом в Южном Прибайкалье.

Материалы и методы исследований

Материалом для работы послужили коллекция лишайников (более 3 тыс. образцов), собранная авторами на территории Южного Прибайкалья за период 1986—1988, 1992—1997 гг., и литературные сведения по лихенофлоре Хамар-Дабана (Титов, 1985; Пярн, Трасс, 1990; Макрый, 1990б).

Основные сборы эпифитных лишайников проводили в тополевых лесах в долинах рек Мишиха, Переемная, Аносовка, Подосиновка, Выдриная, Снежная и Солзан на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан, а также на южном склоне хребта в долинах рек Убур-Хан, Абидуй, Верхняя и Нижняя Хандагайта, Темник (см. рисунок).

Полевые работы вели маршрутным методом. На 5 временных пробных площадях в долинах рек Выдриной, Аносовки, Переемной, Мишихи, руч. Желтый Берег (см. рисунок) изучали эпифитные лишайники тополевых лесов Хамар-Дабана. В каждой из наиболее характерных ассоциаций образцы лишайников собирали примерно с 25—30 стволов деревьев *Populus suaveolens* от 20 до 120 см в диам. На пробных площадях сделаны геоботанические и лихенофлористические описания, глазомерно дана оценка проективного покрытия и встречаемости видов эпифитных лишайников на стволах тополей (на уровне 1.3 м от земли) и на основаниях стволов (0.2 м от земли). Высоту подъема лишайников по стволу измеряли на ветровальных деревьях.

В течение вегетационных периодов 1992—1994 гг. в нижнем течении р. Осиновки Танхойской отбирали пробы дождевых, стволовых и кроновых вод с целью изучения

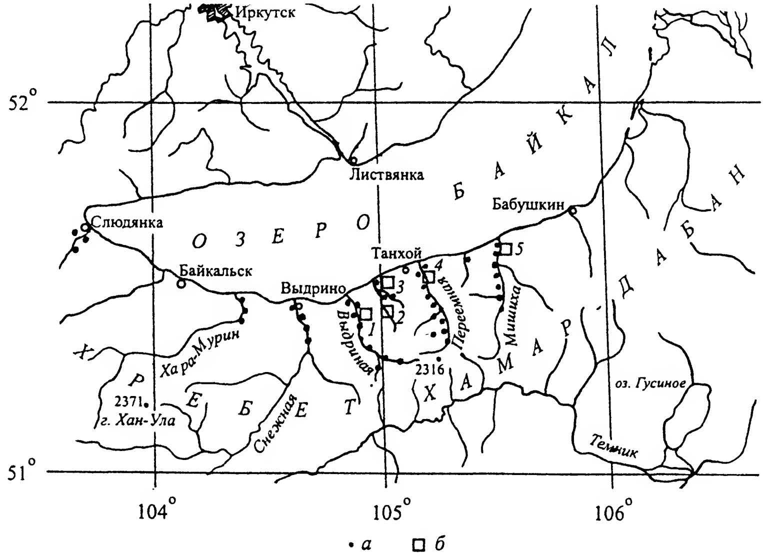


Схема Южного Прибайкалья и места работы авторов.

а — основные пункты сбора лишайников; *б* — лихенофлористические описания на пробных площадях (детально обследованные участки): *1* — р. Выдриная, *2* — р. Аносовка, *3* — руч. Желтый Берег, *4* — р. Переемная, *5* — р. Мишиха.

особенностей минерального питания эпифитных лишайников и кислотности коры тополя. На пробных площадях со стволов тополя 150—200-летнего возраста на высоте 1.3—1.5 м отбирали образцы верхнего слоя коры (1—1.5 мм толщины) равномерно по всей окружности ствола. Кислотность коры определяли согласно методикам, апробированным в Таллинском ботаническом саду (Мартин, 1982; Нильсон, 1989). Образцы коры в воздушно-сухом состоянии измельчали и экстрагировали в свежей дистиллированной воде (в пропорции 2 г коры на 40 мл воды) в течение 2 ч на встряхивателе (почвенном ротаторе). Замеры кислотности производили без фильтрации с помощью лабораторного pH-метра-милливольтметра pH-673M.

Пробы водных экстрактов коры, лишайников, дождевых стоков со стволов и собственно атмосферных осадков обрабатывали принятыми в практике гидрохимических анализов методами фотоэлектрокалориметрии и атомной абсорбции на базе Лимнологического института СО РАН и частично в Институте экотоксикологии (ИЭТ, г. Байкальск, Иркутская обл.).

Обработка основной части гербарного материала осуществлялась авторами в Отделе лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

Результаты и их обсуждение

Таксономическая и географическая характеристики видового состава эпифитов

По результатам собственных сборов авторов в центральной части хребта Хамар-Дабан на *Populus suaveolens* выявлено 149 видов лишайников. С учетом данных других лихенологов (Титов, 1985; Пярн, Трасс, 1990) число лишайников, отмеченных на этой породе в Южном Прибайкалье, достигает 155 видов, относящихся к 30 семействам и 63 родам. Наиболее представлены семейства *Physciaceae* (27 видов), *Parmeliaceae* (24), *Collemataceae* (10), *Pertusariaceae* (9), *Bacidiaceae* (9). Доля этих 5 семейств в общем составе около 51 %.

Из 290 видов эпифитных лишайников, выявленных нами для Южного Прибайкалья (Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998), больше видов (163) обнаружено только на *Abies sibirica*. Связано это с широким распространением пихты на изучаемой территории и ее доминантным положением в лесах северного макросклона Хамар-Дабана. Площадь, занимаемая тополем душистым, значительно меньше (по нашим оценкам — в 30—40 раз) площади пихтовых лесов. При этом число видов эпифитных лишайников, обитающих на нем, необычно велико. Судя по данным об эпифитных лишайниках, свойственных другим видам рода *Populus* L. (Голубкова, 1959; Case, 1977; Kuusinen,1994, и др.), набор видов, произрастающих на *P. suaveolens*, можно охарактеризовать как очень богатый.

Ниже приводится список видов, характерных для *P. suaveolens* в Южном Прибайкалье. В списке роды и виды в пределах родов расположены в алфавитном порядке, современная номенклатура дана по R. Santesson (1993). В скобках даны номера пробных площадей (см. рисунок), на которых встречен вид. Прочие виды лишайников собраны нами за пределами пробных площадей с лихенофлористическими описаниями.

Acrocordia gemmata (Ach.) A. Massal.
Anisomeridium biforme (Borrer) R. C. Harris (*1—5*)
Arthonia exilis (Flörke) Anzi
A. radiata (Pers.) Ach.
Arthopyrenia punctiformis (Pers.) A. Massal.
Arthothelium ruanum (A. Massal.) Körb.
Bacidia beckhausii Körb. (*5*)
B. friesiana (Hepp) Körb. (*3*)
B. igniarii (Nyl.) Oxner (*5*)
B. propinqua (Stizenb.) Arnold (*3, 4*)
B. rubella (Hoffm.) A. Massal. (*3—5*)
B. subincompta (Nyl.) Arnold
Biatora efflorescens (Hedl.) Erichsen (*2*)
B. sphaeroides (Dicks.) Körb.
B. vernalis (L.) Fr. (*2*)
Bryoria nadvornikiana (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. (*2*)
Buellia disciformis (Fr.) Mudd (*5*)
B. punctata (Hoffm.) A. Massal. (*3*)
B. schaereri De Not. (*5*)

Caloplaca cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. (*1—5*)
C. holocarpa (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade (2)
Candelaria concolor (Dicks.) Stein (*5*)
Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr. (*4*, *5*)
C. xanthostigma (Ach.) Lettau
Catinaria atropurpurea (Schaer.) Vězda et Poelt
Cetrelia braunsiana (Müll. Arg.) Zahlbr.
C. olivetorum (Nyl.) W. Culb. et C. Culb. (*1—3*)
Chaenotheca hispidula (Ach.) Zahlbr.
Chaenothecopsis pusilla (Ach.) A. F. W. Schmidt
Cladonia arbuscula subsp. *mitis* (Sandst.) Ruoss
C. cenotea (Ach.) Schaer. (*1*)
C. chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng.
C. coniocraea (Flörke) Spreng.
C. digitata (L.) Hoffm.
C. fimbriata (L.) Fr.
C. pyxidata (L.) Hoffm. (2)
Collema fasciculare (L.) Weber ex F. H. Wigg. (*4*)
C. flaccidum (Ach.) Ach. (*1*)
C. fragrans (Sm.) Ach.
C. furfuraceum (Arnold) Du Rietz (*1*, *2*, *5*)
C. nigrescens (Huds.) DC. (*4*)
C. subnigrescens Degel. (*1—5*)
Dendriscocaulon umhausense (Auersw.) Degel.
Evernia mesomorpha Nyl. (*1—5*)
Flavoparmelia caperata (L.) Hale (*4*)
Graphis scripta (L.) Ach.
Gyalecta truncigena (Ach.) Hepp
Heterodermia speciosa (Wulfen) Trevis. (*1—5*)
Hypogymnia physodes (L.) Nyl. (*1*, 2)
H. pseudophysodes (Ach.) Kurok.
H. vittata (Ach.) Parrique (*1*)
Lecanora allophana (Ach.) Nyl.
L. argentata (Ach.) Malme (*1—3*, *5*)
L. fuscescens (Sommerf.) Nyl. (*1*)
L. intumescens (Rebent.) Rabenh.
L. phaeostigma (Körb.) Almb.
L. pulicaris (Pers.) Ach.
L. symmicta (Ach.) Ach. (*1—5*)
Lecidea erythrophaea Flörke ex Sommerf.
L. plebeja Nyl. (*1*)
Lecidella elaeochroma (Ach.) M. Choisy (*3*, *4*)
L. euphorea (Flörke) Hertel (2)
Lepraria incana (L.) Ach. (*4*, *5*)
Leptogium burnetiae C. W. Dodge (*1—4*)
L. cyanescens (Rabenh.) Körb. (2, *4*)
L. hildenbrandii Nyl. (*1*)
L. saturninum (Dicks.) Nyl. (*1—4*)
Leptorhaphis atomaria (Ach.) Szatala
Lobaria isidiophora Yoshim. (*1—4*)
L. isidiosa (Müll. Arg.) Vain.
L. meridionalis Vain. (*4*, *5*)
L. orientalis (Asah.) Yoshim. (*4*)
L. pulmonaria (L.) Hoffm. (*1—4*)
L. retigera (Bory) Trevis. (*1*, 2)
Melanelia albertana (Ahti) Essl. (*4*)
M. exasperatula (Nyl.) Essl. (*1—3*)
M. olivacea (L.) Essl. (*1—5*)
M. subargentifera (Nyl.) Essl.
Melaspilea gibberulosa (Ach.) Zwackh (*4*, *5*)
Mycobilimbia tetramera (De Not.) W. Braunnb. (*1*)
M. sabuletorum (Schreb.) Hafellner
Mycoblastus sanguinarius (L.) Norm.
Nephroma bellum (Spreng.) Tuck. (*1—3*)
N. helveticum Ach. (*1*)
N. parile (Ach.) Ach. (*1—3*)
N. resupinatum (L.) Ach. (*1*)
Ochrolechia pallescens (L.) A. Massal. (*4*)
O. parella (L.) A. Massal. (2, *3*)
O. pustulosa Vers. (*4*)
Opegrapha varia Pers.
O. vulgata Ach.
Pannaria conoplea (Ach.) Bory (*1*, *2*)
P. pezizoides (Weber) Trevis. (2)
Parmelia fertilis Müll. Arg.
P. squarrosa Hale (*1—5*)
P. sulcata Taylor (*1—5*)
Parmelina quercina (Willd.) Hale
Peltigera collina (Ach.) Schrad. (*1*, *4*)
P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln.
P. malacea (Ach.) Funck
P. neopolydactyla (Gyeln.) Gyeln. (*5*)
P. polydactyla (Necker) Hoffm.
P. praetextata (Flörke) Zopf (*1*)
Pertusaria albescens (Huds.) M. Choisy et Werner
P. constricta Erichsen (2)
P. hemisphaerica (Flörke) Erichsen (2)
P. leioplaca DC. (2, *3*)
Pertusaria cf. *reducta* Stirt. (2)
P. trachythallina Erichsen
Phaeocalicium populneum (Brodo ex Dudy) A. F. W. Schmidt
Phaeophyscia ciliata (Hoffm.) Moberg (*1—5*)
P. denigrata (Hue) Moberg
P. endococcina (Körb.) Moberg (*3*)
P. hirsuta (Mereschk.) Essl.
P. hispidula (Ach.) Essl.
P. kairamoi (Flörke) Moberg (*1—5*)
P. nigricans (Flörke) Moberg
P. orbicularis (Necker) Moberg (*4*)
Physcia adscendens (Fr.) Oliv.
P. aipolia (Ehrh. ex Humb.) Fürnr. (*1*, *3—5*)
P. caesia (Hoffm.) Fürnr.
P. dubia (Hoffm.) Lettau
P. stellaris (L.) Nyl. (*3—5*)
P. tenella (Scop.) DC. (*1—3*)
P. tribacia (Ach.) Nyl. (*5*)
Physconia detersa (Nyl.) Poelt (*1—5*)
P. grisea (Lam.) Poelt (*1—3*)
P. perisidiosa (Erichsen) Moberg (2)
Platismatia glauca (L.) W. Culb. et C. Culb.
Punctelia subrudecta (Nyl.) Krog (*5*)
Ramalina calicaris (L.) Fr.
R. dilacerata (Hoffm.) Hoffm. (*1—3*, *5*)
R. farinacea (L.) Ach.
R. roesleri (Hochst. ex Schaer.) Nyl. (*1—4*)
R. sinensis Jatta
R. thrausta (Ach.) Nyl.
Rinodina archaea (Ach.) Arnold (*5*)
R. polyspora Th. Fr. (2)
R. pyrina (Ach.) Arnold (2, *3*)
R. septentrionalis Malme (*1*)
R. sophodes (Ach.) A. Massal. (*3*, *5*)
Sclerophora nivea (Hoffm.) Tibell
Scoliciosporum perpusillum J. Lahm ex Körb.
Sticta nylanderiana Zahlbr.
Strigula stigmatella (Ach.) R. C. Harris
Thermutis velutina (Ach.) Flot.
Tuckermannopsis chlorophylla (Willd.) Hale
T. ciliaris (Ach.) Gyeln.
T. sepincola (Ehrh.) Hale
Tuckneraria laureri (Kremp.) Randlane ex Thell
Usnea glabrata (Ach.) Vain.
U. subfloridana Stirt. (*1*, *3*, *4*)
Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai (*5*)
Xanthoria fallax (Hepp) Arnold (*4*, *5*)
X. ullophylodes Räsänen

ТАБЛИЦА 1

Географический анализ лишайников, обитающих на тополе душистом

Географический элемент	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Неморальный	86	55.5
Бореальный	45	29.0
Мультизональный	13	8.4
Монтанный	10	6.5
Арктоальпийский	1	0.6
Всего	155	100

Из 39 видов, обнаруженных нами только на тополе, наибольшее число составляют виды семейств *Bacidiaceae* и *Physciaceae*. Из 9 видов первого семейства, произрастающих на тополе, 5 встречаются только на этой породе. Из 27 представителей *Physciaceae* находки 7 видов связаны только с *Populus suaveolens*. Географический анализ видового состава лишайников, произрастающих на *P. suaveolens* (табл. 1), выявил существенное преобладание видов неморального элемента (55.9 %) со значительной долей бореальных (29 %) и мультизональных (8.4 %) видов. Представители монтанного и арктоальпийского элементов составляют 8.7 % от общего состава видов.

Лишайники неморального элемента, обитающие на тополе, большей частью относятся к реликтам мезофильной широколиственной флоры третичного периода и встречаются в Сибири в основном в рефугиумах неморальной флоры (Седельникова, 1990, 1993; Макрый, 1990б; Урбанавичюс, 1997). В областях своего основного распространения они обычны в широколиственных лесах на стволах клена, дуба, ясеня, вяза и др.

Около 87 % видов лишайников имеют широкое распространение и относятся к мультирегиональной (81 вид), голарктической (31) и евразоамериканской (23 вида) группам распространения. 9 видов эпифитов неморального элемента распространены в пределах Азии, причем 8 из них — юго-восточно-азиатские. Это представители рода *Lobaria*: *L. isidiophora*, *L. isidiosa*, *L. meridionalis*, *L. orientalis*, а также *Cetrelia braunsiana*. Перечисленные виды *Lobaria* (к ним можно добавить и *L. retigera* с более широким ареалом) многие авторы относят к тропикогенным видам, распространение которых тесно связано с тропическими и субтропическими районами земного шара, в основном с Юго-Восточной Азией (Yoshimura, 1971; Голубкова, 1983; Макрый, 1990б). Эти термофильные лишайники с талломами широколопастной жизненной формы в Южном Прибайкалье обитают на стволах тополей, реже — рябин, берез, елей, иногда на других породах (исключая лиственницу, сосну и кедр). Ближайшие участки основного ареала *Lobaria isidiophora* и *L. orientalis* находятся в Приморье. В Южном Прибайкалье эти виды имеют, по-видимому, крайние западные местонахождения. *L. isidiosa* известен еще с Баргузинского и Байкальского хребтов (Будаева, 1989; Макрый, 1990а, б); вместе с *L. meridionalis* он встречается в пихтово-осиновых лесах на Алтае, в Горной Шории и на Кузнецком Алатау (Седельникова, 1990).

Наиболее часто из представителей неморального комплекса на тополе (гораздо реже — на березе и рябине) встречаются *Collema subnigrescens*, *Heterodermia speciosa*, *Lecanora symmicta*, *Leptogium saturninum*, виды родов *Lobaria*, *Nephroma*, *Physcia*, *Phaephyscia*, *Physconia* и др.

Лишайники бореального элемента *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia physodes*, *H. vittata*, *Mycoblastus sanguinarius*, *Platismatia glauca*, *Usnea subfloridana*, *Vulpicida pinastri* и др. обычно произрастают в Южном Прибайкалье на хвойных породах и очень редко встречаются на тополе душистом. Из бореальных лишайников, обитающих на тополе, 41 вид имеет широкое распространение в Голарктике и за ее пределами (в то же время такие обычные виды, как *Imshaugia aleurites*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Usnea longissima*, на Хамар-Дабане ни разу не собраны с тополя!).

Условия произрастания и видовое разнообразие эпифитных лишайников в обследованных тополевых лесах

Изучение вопросов экологии эпифитных лишайников, произрастающих на тополях, проводилось в нижнем и среднем течении рек Выдриной, Аносовки, Переемной, Мишихи и руч. Желтый Берег (см. рисунок). Выделено 5 ассоциаций тополевых лесов, образующих некоторый ряд по уменьшению атмосферной влажности и количества осадков: тополевник высокотравный в нижнем течении р. Выдриной (пробная площадь (пр. пл.) *1*), тополевник злаково-разнотравный с участием пихты, ели, березы, в среднем течении р. Аносовки (*2*), тополевник страусоперовый в долине руч. Желтый Берег (приток р. Аносовки) (*3*), тополевник разнотравно-злаковый в нижнем течении р. Переемной (*4*), тополевник грушанково-разнотравный с участием ели и березы — в устье р. Мишихи (*5*). Обследованные участки долин с тополевыми лесами удалены от берега Байкала на 10—12 км по рекам Выдриной (опис. *1*) и Аносовки (опис. *2*), на 4—5 км — по руч. Желтый Берег (опис. *3*), на 1—3 км — по р. Переемной (опис. *4*), на 0.2—2 км — по р. Мишихе (опис. *5*).

Обследованные тополевые леса, однородные по характеру возникновения, развития и строения, имеют различия в видовом составе травянистой растительности, связанные скорее всего с изменениями внешних условий (основные климатические показатели района исследования представлены в табл. 2). Характерной чертой локального климата является значительный градиент влажности воздуха и количества атмосферных осадков (от 1277 мм/год в низовьях р. Снежной до 533 мм/год в низовьях р. Мысовки (г. Бабушкин)). Растительность на побережье Байкала, следуя общему градиенту влажности, также с запада на восток изменяет свой облик: от влажных, широко- и высокотравных тополевых лесов в долинах рек Выдриной, Аносовки до более сухих низкотравных и грушанковых тополевников в долине р. Мишихи, на ксеротичность местообитаний в устье которой указывает остепненный луг на берегу Байкала.

В обследованных тополевниках на пробных площадях выявлено 90 видов лишайников. Из них в долине р. Выдриной отмечено 43 вида, р. Аносовки — 47, руч. Желтый Берег — 38, р. Переемной — 39, р. Мишихи — 34 вида. Общими для всех долин являются 12 видов, из них *Evernia mesomorpha*, *Lecanora symmicta*, *Melanelia olivacea*, *Parmelia squarrosa*, *P. sulcata* — наиболее распространенные виды, встречающиеся практически на всех древесных породах в Южном Прибайкалье. Виды *Anisomeridium biforme*, *Caloplaca cerina*, *Collema subnigrescens*, *Heterodermia speciosa*, *Phaeophyscia ciliata*, *P. kairamoi*, *Physconia detersa* свойственны в основном тополю или другим лиственным породам (березе, рябине, черемухе, иве, душекии).

Помимо группы общих для каждого описания видов существуют и специфичные: р. Выдриная (*1*) — 9 видов (коэффициент специфичности K = 21 %), р. Аносовка (*2*) — 15 (K = 32 %), руч. Желтый Берег (*3*) — 4 (K = 10.5 %), р. Переемная (*4*) — 6 (K = 15.4 %), р. Мишиха (*5*) — 9 (K = 26.5 %).

ТАБЛИЦА 2

Основные показатели климата

Станция	Высота над ур. м., м*	Среднегодовая температура, °С*	Годовая амплитуда температур, °С*	Безморозный период, дни*	Среднемесячная температура, °С*		Осадки за год, мм**
					января	июля	
Снежная	535	−1.0	34.4	120	−18.7	15.7	1277
Танхой	472	−0.9	31.8	126	−17.7	14.1	840
Бабушкин	480	−0.3	31.0	133	−16.8	14.2	533

Примечание. * — по: Ладейщиков, 1989; ** — по: Оболкин, 1989.

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты общности видового состава лишайников на тополе душистом в различных ассоциациях долинных тополевых лесов

Пробные площади	Выдриная	Аносовка	Желтый Берег	Переемная	Мишиха
Выдриная	43	60	65.8	42.1	35
Аносовка	27	47	63.5	36.6	35
Желтый Берег	26	27	38	54.5	47.9
Переемная	16	15	20	39	50
Мишиха	13	14	17	17	34

Примечание. Слева внизу — число общих видов для двух описаний, справа вверху — значения коэффициента Сёренсена, по диагонали — число видов в каждом описании.

Коэффициенты сходства видового состава для этих описаний (K_S), рассчитанные по Сёренсену (Василевич, 1969), оказались наименьшими (по 35 %) для тополевников рек Выдриной и Мишихи, Аносовки и Мишихи (табл. 3) и одними из максимальных для тополевников в долинах рек Выдриной и Аносовки (60 %) и р. Аносовки и руч. Желтый Берег (63.5 %). Таким образом, для наиболее контрастных по климатическим условиям тополевников характерны наибольшие коэффициенты специфичности и наименьшие коэффициенты сходства.

Наиболее явно снижение влажности воздуха и количества осадков отражается на изменении числа видов макролишайников с талломами листоватой жизненной формы. Так, в тополевнике в долине р. Выдриной встречено 26 видов с талломами листоватых биоморф, в долинах р. Аносовки — 27, руч. Желтый Берег — 21, р. Переемной — 24, р. Мишихи — лищь 17 видов.

В целом при анализе жизненных форм для эпифитных группировок на тополях отмечено преобладание и обилие видов с талломами листоватых биоморф — широколопастных, рассеченнолопастных, в меньшей степени — вздутолопастных (всего 63 вида). Лишайники со слоевищами накипных биоморф в основном представлены однообразнонакипными (всего 49 видов). Лишайников с талломами ортотропных биоморф большей частью из группы шило- и сцифовидных — 6, со слоевищами кустистых повисающих жизненных форм — 8 видов.

Показательна также связь видов неморального элемента с высокой атмосферной влажностью в долинных тополевниках. В высокотравных тополевых лесах в нижнем течении р. Выдриной (пр. пл. *1*) на тополях обнаружен *Leptogium hildenbrandii* — третичный неморальный реликтовый вид, основной ареал которого приходится на Юго-Восточную Азию (Южное Приморье, Корея, Япония, Китай) и Юго-Западную Европу (Португалия, Испания, Франция). Произрастание в долине именно этой реки редкого даже для юга Дальнего Востока вида (Скирина, 1992) с довольно большим обилием (проективное покрытие на стволе до 30 %, частота встречаемости около 50 %) обусловлено тем, что местообитания в низовьях р. Выдриной близки к влажным приморским. Из других видов, характерных только для этого тополевника, можно назвать *Nephroma helveticum*, *N. resupinatum*, *Collema flaccidum*. Здесь же отмечены *Lecanora fucescens*, *Mycobilimbia tetramera*, *Rinodina septentrionalis*, не обнаруженные в других тополевниках. Более 30 % от общего числа видов листоватых жизненных форм с широколопастными слоевищами из родов *Leptogium*, *Lobaria*, *Nephroma*, предпочитающих, по нашим наблюдениям, местообитания с высокой атмосферной влажностью и достаточно мягким температурным режимом (перезимовывающие под мощным снеговым покровом). Произрастают в долине р. Выдриной и виды, признанные индикаторами возрастания океаничности климата, например *Pannaria conoplea* (Schauer, 1965, цит. по: Голубкова, 1983). Ареал *P. conoplea* охватывает тропические и субтропические районы земного шара в Восточной Африке, Центральной Америке, на Макаронезийских островах (Макрый, 1990а), а также атлантическое побережье Европы, Северной и Южной Америки и побережье Тихого океана (в Австралии, Новой Зеландии, Японии, Приморье, на Аляске). Встречается этот вид и в континентальных областях, поселяясь вблизи водопадов, в сырых ущельях, во влажных поясах гор. Разные авторы относят *P. conoplea* к различным географическим элементам — океаническому (Jørgensen, 1978), субокеаническому (Голубкова, 1983), субтропическому (Макрый, 1990а), монтанному (Седельникова, 1990). Проанализировав условия местообитаний этого вида и приуроченность к субстрату на обследованных участках и в основном ареале, мы сочли возможным отнести *P. conoplea* к неморальному элементу.

В среднем течении р. Аносовки (пр. пл. *2*) в тополевых и смешанных разнотравных лесах с участием тополя, пихты, ели, кедра и березы на стволах тополей выявлено наибольшее число видов лишайников — 47, отличающихся большим разнообразием жизненных форм и высокой специфичностью. Целый ряд видов не отмечен нами на тополях в описаниях, сделанных в долинах других рек (*Biatora efflorescens*, *B. vernalis*, *Bryoria nadvornikiana*, *Caloplaca holocarpa*, *Cladonia pyxidata*, *Hypogymnia vittata*, *Lecidella euphorea*, *Pannaria pezizoides*, *Pertusaria constricta*, *P. hemisphaerica*, *Pertusaria* cf. *reducta*, *Physconia perisidiosa*, *Rinodina polyspora*, *Tuckermannopsis sepincola).*

Разнообразие экологических условий этой долины отражается на видовом составе эпифитных лишайников. Именно здесь на тополях отмечено наибольшее число видов, свойственных темнохвойной тайге и наиболее обычных для Южного Прибайкалья. Это связано скорее всего с присутствием в древостое пихты, ели, кедра и березы, которые пополняют эпифитные группировки тополя типичными видами бореальной флоры. На основании ствола тополя найден психрофитный арктоальпийский вид *Pannaria pezizoides*, типичный обитатель влажных, холодных арктических и высокогорных тундр. Появление его здесь в качестве эпифита объясняется, по-видимому, близостью горных вершин с отметками около 2000 м над ур. м., расположенных примерно в 10 км от обследуемой пробной площади, а также влажным микроклиматом этого участка долины, довольно узкого, сжатого крутыми склонами высоких водораздельных хребтов.

В среднем течении р. Аносовки на тополях встречено и максимальное число неморальных видов лишайников — 21, из них 6 свойственны тополевникам только этой долины. Среди них *Pertusaria hemisphaerica* и *Rinodina polyspora*, произрастающие в сходных условиях пихтово-осиновых крупнотравных лесов Алтая, Кузнецкого нагорья и Салаира, по-видимому, являющиеся третичными реликтами широколиственных лесов. 10 неморальных видов лишайников — общие для тополевых лесов долин рек Аносовки, Выдриной и руч. Желтый Берег (наиболее влажных из рассматриваемых). В долинах этих трех рек на замшелых стволах тополей встречается *Leptogium burnetiae*, который также можно рассматривать как третичный реликт неморальной флоры. Присутствие в сообществах рассматриваемых лесов этого вида, а также других, более широко распространенных влаголюбивых видов свидетельствует об особых условиях обитания в долинных тополевниках рек Выдриной и Аносовки, способствующих сохранению реликтов мезофильной флоры хвойно-широколиственных лесов доледникового периода.

Тополевые страусоперовые леса долины руч. Желтый Берег (пр. пл. *3*) имеют наименьшее число специфичных только для них видов лишайников — *Bacidia freisiana*, *Phaeophyscia endococcina*, *Lecidella elaeochroma*, *Buellia punctata*. Из них первые 2 вида, возможно, также являются реликтовыми элементами древней неморальной флоры, поскольку их основные ареалы находятся в пределах Европы и Америки. На территории Сибири эти виды найдены пока только в рефугиумах мезофильной неморальной флоры (Седельникова, 1990, 1993).

По видовому составу лишайников тополевники долины руч. Желтый Берег наиболее близки таковым рек Выдриной и Аносовки (коэффициенты сходства составляют соответственно 65.8 и 63.5 %; табл. 3). По-видимому, это можно объяснить их пространственной близостью, а также тем, что растительность этих долин имеет наиболее мезофильный характер.

Для нижнего течения р. Переемной (пр. пл. *4*) кроме тополевников высокотравных характерны низкотравные и мертвопокровные. Видовое разнообразие эпифитных лишайников на тополях находится здесь на среднем уровне (39 видов). Как уже говорилось выше, специфичными для этих лесов являются 6 видов — *Collema nigrescens*, *Flavoparmelia caperata*, *Lobaria orientalis* (редкий для Сибири восточноазиатский вид), *Melanelia albertana*, *Ochrolechia pallescens*, *Phaeophyscia orbicularis*. Небольшое число видов лишайников, специфичных для тополей долины р. Переемной, связано скорее всего с ее промежуточным положением, как территориальным, так и по условиям произрастания, между долинами руч. Желтый Берег и р. Мишихи. Для тополевников нижнего течения р. Переемной характерно среднее число видов лишайников листоватой жизненной формы — 24 (меньше, чем в более влажных долинах рек Выдриной и Аносовки, но больше, чем в долине р. Мишихи). По количеству общих видов лишайников тополевые леса в нижнем течении р. Переемной наиболее близки таковым по руч. Желтый Берег и р. Мишихе (коэффициенты сходства соответственно 54.8 и 50 %; табл. 3). Близость видового состава эпифитных лишайников тополевых лесов этих долин можно объяснить сходными условиями произрастания, в частности близостью к берегу Байкала с его охлаждающим воздействием.

В тополевых лесах нижнего течения р. Мишихи (пр. пл. *5*) на стволах тополей найдено наименьшее число видов лишайников — 34. В то же время коэффициент специфичности видового состава является одним из наибольших — 26.5 %. Здесь обитают 9 видов, не обнаруженных в тополевых лесах других долин (*Bacidia beckhausii*, *B. igniarii*, *Buellia disciformis*, *B. shaereri*, *Candelaria concolor*, *Peltigera neopolydactyla*, *Physcia tribacia*, *Punctelia subrudecta*, *Vulpicida pinastri*). Отсутствие в грушанково-разнотравном тополевом лесу нижнего течения р. Мишихи таких ярких представителей неморальной флоры, как *Leptogium burnetiae*, *Lobaria isidiophora*, *L. pulmonaria* и других видов с талломами широколопастных биоморф (имеющих значительное покрытие на стволах тополя в более влажных долинных тополевых лесах рек Выдриной и Аносовки, укрытых от северных и северо-восточных ветров отрогами Хамар-Дабана и удаленных от Байкала), по-видимому, указывает на возрастание сухости местообитаний в долине этой реки.

Тем не менее при сравнении видового состава лишайников, произрастающих на тополях в долинах рек северного макросклона Хамар-Дабана, выявлено больше сходства, чем различия. Это подтверждается преобладанием общих для всех описаний видов (их 12) над средним числом (8.4) видов, специфичных для каждого описания.

Сходство видового состава лишайников, обитающих на тополе душистом в разных долинах рек, связано, очевидно, с эколого-субстратными особенностями самого форофита, который можно назвать эдификатором для эпифитных лишайников. Различия, существующие в видовом составе, можно объяснить различием условий местообитаний: в первую очередь изменением влажности воздуха, а также влиянием локальных средообразующих факторов (близостью оз. Байкал и горных отрогов Хамар-Дабана, составом древостоя и пр.).

Тополь душистый как специфичный форофит для лишайников

Для эпифитов помимо ценотических условий местообитания большое значение имеют свойства форофита как субстрата (что отмечается многими лихенологами, изучающими эпифитные лишайники, (Barkman, 1958)) и как экотопа (Урбанавичене, 1997). Очень важны физические и химические особенности коры (Barkman, 1958; Нильсон, 1989, и др.). Даже изменяющаяся с возрастом структура коры в сочетании с различным режимом освещения и влажности, накоплением растительных остатков, экспозицией и наклоном ствола и другими факторами создает для обитающих на дереве лишайников большое разнообразие микроусловий (микрониш).

Специфичные для тополя виды эпифитных лишайников

Рассматривая эпифиты, произрастающие на тополе в различных условиях (на различных пробных площадях), мы как бы нивелировали влияние собственно форофита на формирование лишайникового эпипокрова.

Для того чтобы выяснить, насколько специфичным (средообразующим) является влияние самого тополя на состав эпифитных лишайников, сравнили две древесные породы: тополь и пихту (как близкие по видовому разнообразию лишайников, см. начало), произрастающие на одной площади. Предполагается, что в условиях совместного произрастания тополя и пихты воздействие абиотических факторов на их эпифиты уравнивается. Тогда анализ видового состава лишайников для каждой из пород позволит выделить группы видов, более или менее свойственные только одной породе, и определить степень их специфичности как субстрата и экотопа.

Исследования проводили в долинном тополёво-пихтовом папоротниково-вейниковом лесу в среднем течении р. Аносовки (пр. пл. *2*). Всего здесь отмечен 71 вид лишайников, из них на тополе — 47 видов (66.2 % от общего числа видов), а на пихте — 35 (49.3 %). Общих для тополя и пихты — 12 видов (коэффициент сходства K_S = 29.2 %), при этом специфичных видов для тополя — 36 (K = 75 %), для пихты — 23 (K = 65.7 %).

Выделяются несколько групп лишайников, отличающихся по приуроченности к тополю или пихте. Обширную группу образуют виды, встреченные в данном описании только на тополе (36 видов) — более 50 % от общего числа видов (71): *Collema furfuraceum*, *C. subnigrescens*, *Heterodermia speciosa*, *Leptogium burnetiae*, *L. cyanescens*, *L. saturninum*, *Lobaria retigera*, *Ochrolechia parella*, *Pannaria conoplea*, *P. pezizoides*, *Pertusaria constricta*, *P. leioplaca*, *Phaeophyscia ciliata*, *P. kairamoi*, *Physcia tenella*, *Physconia detersa*, *P. grisea*, *P. perisidiosa*, *Rinodina polyspora* и др. Примерно третью часть этого списка составляют виды, заселяющие на Хамар-Дабане затененные, увлажняемые валуны, скалы со мхами, прослойкой мелкозема. Причем из них почти 90 % относятся к неморальному элементу, т. е. связаны в своем распространении с зоной широколиственных лесов.

Из отмеченных только на пихте 23 видов (32 % от общего списка) основное число составляют представители родов *Bryoria*, *Usnea*, *Hypogymnia*, *Lecanora*, *Parmeliopsis*, из них только 4 вида относятся к неморальному элементу, большая же их часть — широко распространены в бореальной зоне и являются постоянными видами светло- и темнохвойной тайги.

Имеются виды, общие для тополя и пихты (12 видов — всего 17 %!). В эту группу входят достаточно широко амплитудные виды лишайников (их можно отнести, по-видимому, к универсальным эпифитам — эврибионтам): *Biatora efflorescens* (более часто встречается на пихте, чем на тополе), *Bryoria nadvornikiana* (отмечен на всех породах, но на тополе не часто), *Cetrelia olivetorum* (отмечен на всех породах, кроме сосны и лиственницы), *Evernia mesomorpha* (на всех породах), *Hypogymnia physodes* (наиболее распространенный вид представлен единственной находкой в форме f. *vittatoides* (Mereschk.) Räs.), *Lecanora symmicta* (на всех породах и часто), *Lobaria isidiophora* (свойствен всем лиственным, из хвойных — ели и пихте), *Melanelia olivacea* (часто, на всех породах), *M. exasperatula* (почти на всех породах — на ветвях и верхней части стволов), *P. sulcata* (на всех породах и часто), *Rinodina pyrina* (не часто, кроме тополя и пихты встречается на ели и кедре) и др.

Коэффициент специфичности общего видового состава лишайников для *Populus suaveolens* составляет 25 %. Это наибольший показатель в сравнении с другими обследованными породами (для пихты сибирской, с бóльшим числом видов эпифитных лишайников, K = 21 %).

Итак, сопоставив видовой состав лишайников двух пород, произрастающих вместе, мы убедились, что тополь несет наиболее специфичный набор лишайников, мало характерный для бореальной зоны, и играет особую роль в формировании эпифитной лихенофлоры Южного Прибайкалья. Для других древесных пород, произрастающих в Южном Прибайкалье, выявлено значительно меньшее число видов лишайников и не отмечено столь ярких и специфичных.

Особенности минерального питания эпифитных лишайников, произрастающих на тополе душистом

Эпифитные лишайники, произрастающие на тополе, большей частью являются нейтрофильными, что указывается разными авторами (Hoffman, Boe, 1977; Kuusinen, 1994; Пыстина, Херманссон, 1996, и др.) и для других видов рода *Populus*, а также подтверждается нашими данными, полученными при изучении некоторых химических особенностей его коры.

Известно, что лишайники, произрастающие на стволах деревьев, получают питательные вещества либо из приствольного слоя влажного воздуха, либо из дождевых осадков, поступающих к ним непосредственно или стекающих по стволам деревьев. Дождевые стоки со ствола дерева обогащены веществами, вымываемыми из коры и смываемыми с ее поверхности. Концентрации отдельных веществ, измеренные нами в стволовых стоках дождевой воды, превышают таковые в собственно дождевых осадках в десятки, иногда сотни раз.

ТАБЛИЦА 4

Концентрация ионов и общая минерализация стоков дождя со стволов и экстрактов коры тополя, мг/л

Ионы	Кора	Стоки
SO_4^{2-}	10.15	2.75
Cl^-	15.6	2.97
NH_4^+	8.5	6.82
K^+	50.26	76.33
Na^+	2.21	2.7
Ca^{2+}	8.82	23.93
Mg^{2+}	4.87	4.26
Общая минерализация	100.41	119.76

Изучая особенности питания эпифитных лишайников, мы проанализировали стволовые стоки дождя и водные экстракты коры тополя душистого (табл. 4) и других древесных пород. Оказалось, что и стоки со стволов тополя, и водные экстракты его коры в сравнении с другими обследованными породами (пихтой, елью, кедром, березой, рябиной, ивой) имеют наиболее нейтральные значения pH (в среднем 6.5) при довольно узком, стабильном интервале (от 6.2 до 6.6). В водных экстрактах коры тополя также были отмечены максимальные концентрации ионов K^+, NH_4^+, Ca^{2+} (по-видимому, и нейтрализующие исследуемые растворы). При этом, концентрации этих ионов значительно превышают концентрации Na^+, Cl^-, SO_4^{2-}, Mg^{2+}. Общая минерализация (суммарная концентрация водорастворимых веществ) исследуемых водных растворов, принимаемая нами условно как показатель богатства коры питательными веществами, для стволовых стоков тополя является максимальной в сравнении с другими породами и составляет около 120 мг/л.

Таким образом, высокая специфичность видового состава лишайников, произрастающих на тополе душистом, в значительной мере обусловлена химическими особенностями его коры — нейтральной кислотностью и богатством водорастворимых веществ.

Вертикальное распределение лишайников по стволу тополя

При изучении закономерностей распределения и встречаемости эпифитов в зависимости от высоты ствола тополя отмечены некоторые характерные особенности в поведении видов, которые можно объяснить, с одной стороны, воздействием внешних по отношению к дереву факторов (влажности, освещенности), с другой — разнообразием морфоструктуры коры тополя. Так, с подъемом по стволу изменяются режимы влажности (в сторону уменьшения) и освещенности (в сторону увеличения); при старении дерева наблюдается изменение структуры коры и по высоте ствола: от старой, толстой, растрескивающейся и отслаивающейся, отмершей и поросшей мхами — в нижней части ствола, до молодой, гладкой, тонкой — в верхней его части и на ветвях. Отдельные особенности роста тополя создают для лишайников в целом благоприятный световой режим — ствол дерева на значительную высоту рано очищается от сучьев. Крона часто рыхлая, внутри лишенная облиственных побегов, у взрослых тополей обычно начинается от середины ствола.

При изучении вертикального распределения эпифитных лишайников были обследованы десятки 30—35-метровых стволов свежеупавших тополей в тополевниках нижнего течения ручьев и рек северного макросклона Хамар-Дабана в пределах Байкальского заповедника. Это были не очень старые деревья (диаметром до 90 см), не зарастающие у основания обильным моховым покровом. Основание и нижняя часть стволов тополей (до высоты примерно 5 м) в устьях рек часто оказываются наиболее затененными — именно до этой высоты образуют густые сомкнутые заросли кусты черемухи, ивы и душекии.

От основания тополя до высоты 5 м на стволе наиболее часто отмечены всего 5 видов лишайников (*Collema subnigrescens*, *Heterodermia speciosa*, *Lecanora argentata*, *Phaeophyscia ciliata*, *Physconia grisea*), распространяющиеся до самых вершин и выдерживающие значительные колебания освещенности и влажности. На основаниях стволов они произрастают с небольшим покрытием (10—15 %), лишь *Collema subnigrescens* ведет себя более активно.

На участке ствола от 5 до 10 м отмечено примерно 40 % видов от всех, произрастающих на обследованных стволах. Наиболее обильны *Collema subnigrescens*, *Leptogium saturninum*, *Lobaria isidiophora* — влаголюбивые виды со слоевищами широколопастной жизненной формы, в случае незначительного затенения очень активные на основаниях тополей. Только в этом интервале высот отмечен *Buellia punctata*.

Выше, до высоты 15 м (начало кроны), видовой состав лишайников значительно обогащается. В целом зону от 5 до 15 м, называемую многими авторами подкроновой, характеризуют обильно представленные виды *Caloplaca cerina*, *Collema subnigrescens*, *Heterodermia speciosa*, *Evernia mesomorpha*, *Lecanora argentata*, *Leptogium saturninum*, *Lobaria isidiophora*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia ciliata*, *P. kairamoi*, *Physconia grisea*.

Участок ствола от 15 до 20 м (нижняя часть кроны с толстыми, до 30 см в диам., ветвями) является переходным между стволовой частью и кроновой. Здесь появляются *Cetrelia olivetorum*, *Phaeophyscia endococcina*, *Usnea subfloridana* (единичные экземпляры очень небольших размеров — до 1.5—2 см дл.). Обилие видов *Lobaria isidiophora*, *Parmelia sulcata* и *Phaeophyscia kairamoi* снижается. Последний из указанных видов выше по стволу и в кроне не встречается. По числу видов эта зона является одной из богатых (здесь произрастают 15 видов), за счет проникновения лишайников из верхней части ствола.

На 20—25-метровой высоте ствола отмечено максимальное число видов лишайников — 20. Присутствуют виды, обильные в нижней части ствола (из родов *Collema*, *Leptogium*, *Lobaria*), но с гораздо меньшим обилием, а также виды, равно представленные на всех высотах ствола, — *Caloplaca cerina*, *Heterodermia speciosa*, *Phaeophyscia ciliata*, *Physconia grisea*. Произрастают также *Melanelia exasperatula*, *M. olivacea*, *Parmelia squarrosa*, *Physcia aipolia*, *Physconia detersa*, *Rinodina pyrina*, *Usnea subfloridana* — виды, специфичные только для этой части ствола либо характеризующиеся здесь максимальным обилием. Очевидно, условия умеренной влажности и хорошей освещенности этого участка ствола и крупных ветвей являются оптимальными для произрастания эпифитных лишайников. Большое значение для видового разнообразия лишайников данной зоны ствола имеет также разнообразие морфоструктуры коры ствола и ветвей в этой части кроны.

Выше 25 м, в зоне средних и тонких ветвей с молодой, тонкой корой и интенсивным ростом, видовое разнообразие эпифитов несколько снижается (отмечено 15 видов). Только здесь, на молодой коре тонких ветвей тополя, найдены *Rinodina* *sophodes* и *Lecidella elaeochroma*. По набору видов лишайников, имеющих максимальное обилие, этот участок характеризуется интенсивной освещенностью и ксеротичностью. Здесь встречаются лишь темноокрашенные, плотно прилегающие к субстрату виды узколопастных биоморф из рода *Melanelia* либо накипные из рода *Rinodina*.

Лихенологические зоны, выделенные на стволе тополя душистого, можно охарактеризовать по названиям родов (семейств) преобладающих на этих участках видов эпифитных лишайников:

1) зона *Collema—Leptogium* — обитают тенелюбивые либо теневыносливые виды (до высоты 5 м);

2) зона *Heterodermia—Lobaria* — зона с достаточным освещением, обитают тепло- и влаголюбивые виды (на высоте 5—10 м);

3) зона эврибионтных видов, мезоусловий (на высоте 10—15 м);

4) зона *Cetrelia—Evernia* — зона пересечения видов с нижних и верхних уровней, транзитная зона (на высоте 15—20 м);

5) зона *Physciaceae—Parmeliaceae* — зона максимального разнообразия и обилия лишайников, с оптимальными условиями (на высоте 20—25 м);

6) зона *Melanelia—Rinodina*, экстремальная для большинства видов (выше 25 м).

Заключение

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что видовой состав лишайников, произрастающих на *Populus suaveolens* в Южном Прибайкалье, является наиболее специфичным и богатым. Связано это в первую очередь с условиями произрастания тополя и свойствами его коры.

Постоянно высокая влажность воздуха и мягкость климата в долинах рек северного макросклона хребта Хамар-Дабан создают оптимальные условия для развития эпифитных лишайников на *Populus suaveolens*. Кора тополя, изменяющаяся с возрастом, высотой ствола и воздействием внешних факторов, представляет большое разнообразие микроместообитаний для лишайников. По нашим данным, кора тополя наиболее богата питательными веществами и имеет нейтральные значения pH (6.2—6.6), обусловливающие высокую видоспецифичность поселяющихся эпифитных лишайников. Это подтверждает мнение многих авторов о высокой специфичности видов лишайников и для других представителей рода *Populus* (Бязров, 1971; Hoffman, Boe, 1977; Малышева и др., 1980; Kuusinen, 1994; Пыстина, Херманссон, 1996).

В районе наших исследований для тополя душистого характерны мезогигрофитные виды лишайников с талломами листоватых раздельно- и широколопастных жизненных форм из родов *Collema*, *Leptogium*, *Lobaria*, *Phaeophyscia* и др. со значительной долей накипных из родов *Bacidia*, *Lecanora*, *Ochrolechia*, *Pertusaria* и др.

Географический анализ видового состава лишайников, произрастающих на тополе душистом, выявил существенное преобладание видов неморального элемента (51 %), более свойственных зоне широколиственных и хвойно-широколиственных лесов со значительной долей бореальных (26.6 %). Произрастание многих видов лишайников неморального элемента в Южном Прибайкалье зачастую связано именно с этой породой, которую, по-видимому, можно считать эдификатором для целого ряда видов эпифитных лишайников.

Проведенные исследования подчеркивают существенную роль *Populus suaveolens* в поддержании высокого видового разнообразия флоры эпифитных лишайников Южного Прибайкалья и сохранении редких видов лишайников, свойственных мезофильным лесам Юго-Западной Европы и Юго-Восточной Азии.

Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда Дж. Сороса «Открытое общество» по проблеме «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Будаева С. Э. Лишайники лесов Забайкалья. Новосибирск, 1989. 104 с.

Бязров Л. Г. Эпифитные лишайники в осинниках различного возраста в Подмосковье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76. Вып. 4. С. 111—117.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 231 с.

Голубкова Н. С. Очерк флоры лишайников Московской области и смежных районов // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 2. С. 153—161.

Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с.

Дутина О. П. Экология и морфология тополя душистого в Южном Прибайкалье // Экология растений южной тайги: Межвузов. тематич. сб. Калининского гос. ун-та. Калинин, 1979. С. 32—35.

Дутина О. П., Рогова Г. Е. О некоторых особенностях тополевых лесов Южного Прибайкалья и юго-восточного Забайкалья // Кормовые угодья и леса Средней Сибири и Забайкалья: Сб. науч. тр. Иркутск. гос. ун-та. Иркутск, 1979. С. 99—106.

Зархина Е. С. Тополь душистый *Populus suaveolens* Fisch. в бассейне верхнего Амура // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 3. С. 411—416.

Ладейщиков Н. П. Климатическое расчленение Хамар-Дабана // Климат и растительность Южного Прибайкалья. Новосибирск, 1989. С. 4—11.

Макрый Т. В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990а. 199 с.

Макрый Т. В. Лишайники // Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала. Новосибирск, 1990б. С. 34—49.

Малышева Н. В., Шмидт В. М., Голубкова Н. С. Лишайники Татарии. II. Экологическое распределение лишайников по субстратам. Роль субстрата в географическом распространении лишайников // Вестн. ЛГУ. 1980. № 5. С. 45—55.

Мартин Ю. Л. Лихеноиндикация состояния окружающей среды // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Таллин, 1982. Ч. 1. С. 27—47.

Нильсон Э. М. Биогеохимическая экология эпифитных лишайников в условиях загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1989. 16 с.

Оболкин В. А. Режим и распределение атмосферных осадков на хр. Хамар-Дабан // Климат и растительность Южного Прибайкалья. Новосибирск, 1989. С. 21—26.

Пыстина Т. Н., Херманссон Я. Эпифитные лишайники на стволах *Populus tremula* L. в спелых осиновых лесах средней тайги // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 1996. С. 109—119. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН. № 149).

Пярн А., Трасс Х. Х. Эпифитные лишайники горных лесов хребта Хамар-Дабан (Прибайкалье) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 358—368.

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 175 с.

Седельникова Н. В. Лишайники Салаира // Флора Салаирского кряжа. Новосибирск, 1993. С. 32—78.

Скирина И. Ф. Распространение редких и исчезающих видов лишайников в Приморском крае // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 21—31.

Титов А. Н. Порошкоплодные лишайники Баргузинского и Байкальского заповедников // Новости сист. низш. раст. Л., 1985. Т. 22. С. 191—196.

Урбанавичене И. Н. Лишайники Байкальского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1997. 18 с.

Урбанавичюс Г. П. Неморальные реликты в лихенофлоре Байкальского заповедника // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 10. С. 89—99.

Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Лишайники Байкальского заповедника // Флора и фауна заповедников. Вып. 68. М., 1998. 58 с.

Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen, 1958. 628 p.

Case J. W. Lichens on *Populus tremuloides* in Western Central Alberta, Canada // Bryologist. 1977. Vol. 80. N 1. P. 48—70.

Hoffman G. R., Boe A. A. Ecological study of epiphytic cryptogams on *Populus deltoides* in Northeastern South Dakota and Adjacent Minnesota // Bryologist. 1977. Vol. 80. N 1. P. 32—47.

Jørgensen P. M. The lichen family *Pannariaceae* in Europe // Opera Bot. 1978. N 45. 123 p.

Kuusinen M. Epiphytic lichen flora and diversity on *Populus tremula* in old-growth and managed forest of southern and middle boreal in Finland // Ann. Bot. Fenn. 1994. Vol. 31. P. 242—260.

Santesson R. The lichens and lichenocolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.
Yoshimura J. The genus *Lobaria* of Eastern Asia // J. Hattori Bot. Lab. 1971. N 34. P. 213—364.

Байкальский заповедник
пос. Танхой

Получено 19 VI 1997

SUMMARY

155 species of epiphytic lichens were found on *Populus suaveolens* Fisch. in Southern Baikal region. The general characteristics of lichen species is given. Twenty four lichens are reported as the new for this region. The ecology, distribution and habitats of epiphytic lichens on poplar in river valleys of the northern slope of ridge of Khamar-Daban have been considered. *Populus suaveolens* is an edificator to many lichen species in the Southern Baikal region.

УДК 581.55 (479)

© А. С. Солодько

К ГЕОБОТАНИЧЕСКОМУ РАЙОНИРОВАНИЮ СОЧИНСКОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

A. S. SOLODJKO. ON THE GEOBOTANICAL DIVISION OF SOCHI SEA-SIDE LOCALITIES

Охарактеризованы физико-географические условия и особенности распространения растительности природного комплекса Сочинского Причерноморья (от р. Псоу до г. Туапсе и от берега Черного моря до Главного Кавказского хребта). На основании литературных данных и собственных исследований автора разработана схема дробного геоботанического районирования. Выделено 2 геоботанических округа и 7 районов, для которых впервые дано описание границ, экологических условий, растительности и особенностей распространения по территории отдельных видов растений.

Ключевые слова: геоботаническое районирование, округа, районы, Причерноморье.

Материалы крупномасштабного геоботанического районирования представляют большой практический интерес в связи с хозяйственным освоением и охраной природных растительных ресурсов Сочинского Причерноморья, особенно в сложных условиях горно-лесных и горно-луговых экосистем. Расчленение такой сложной горной территории на относительно однородные внутри себя региональные единицы создает возможность для более детальной и точной оценки состояния данного природного комплекса и определения путей и способов ведения специфического заповедного и рекреационного хозяйства.

Сочинское Причерноморье — это горный район Западного Закавказья, расположенный между р. Псоу на юго-востоке и водоразделом рек Аше-Туапсе и Шуюк-Шепси на северо-западе. Основу рельефа здесь составляют следующие наиболее крупные орографические элементы: Главный Кавказский (или Водораздельный) хребет, Южный (или Передовой) хребет, Причерноморский (или Второй Передовой) хребет, южная полоса холмистых предгорий, южный террасовый склон и причерноморские низменности (Романика, 1977; Лозовой, Канонников, 1979). Упомянутые продольные орографические элементы имеют общекавказское простирание, т. е. вытянуты с северо-запада на юго-восток и соединены между собой поперечными хребтами.

Для района характерно зональное распределение горных пород разного возраста и состава. Так, в осевой части Главного Кавказского хребта на поверхность выходят докембрийские и нижнепалеозойские кристаллические породы. Ниже по склонам хребта зону древнейших кристаллических пород последовательно окаймляют более поздние отложения: юрские, меловые, третичные. Они сложены различными сланцами, известняками, мергелями, песчаниками. Широко представлены флишевые породы юрского и мелового возраста. Обычно здесь чередуются собранные в сильно сжатые складки известняки, песчаники, сланцы, нередко нарушенные разломами (Гвоздецкий и др., 1966; Канонников, 1977). Завершают этот ряд четвертичные и современные отложения, узкой полосой вытянутые вдоль русел рек и морского побережья. Осадочные породы занимают значительно бóльшую часть региона.

Территория Сочинского Причерноморья подразделяется на 4 основные геоморфологические области: высокогорную, горнокарстовую, предгорную и аккумулятивных террас (Олюнин, 1952; Канонников, 1977). Все выделенные области наиболее полно наблюдаются в бассейнах крупных рек от Псоу до Псезуапсе. Далее к северо-западу преобладает только средне- и низкогорный рельеф.

Междуречье Псезуапсе и Аше одновременно является выраженным климатическим рубежом: в районе от р. Псоу до р. Псезуапсе различают 4 климатических пояса (Колаковский, 1961; Чубуков, 1966; Мосияш, 1971), а территория к северо-западу от Псезуапсе находится в основном в одном умеренно холодном климатическом поясе.

Разнообразие условий почвообразования определяет различные типы почв, в связи с рельефом выражено их поясное распределение (Горчарук, 1965; Фридланд, 1966; Тонконоженко, 1979). Но все же юго-восточная часть Сочинского Причерноморья (от Псоу до Аше) отличается бóльшим разнообразием типов почв, чем северо-западная (от Аше до Туапсе).

Горный рельеф, вызывая высотную поясность климата и почв, обусловливает и поясное распределение растительности, которое отвечает западно-закавказскому (колхидскому) типу поясности (Гулисашвили и др., 1975). От р. Псоу до р. Аше встречаются почти все типы растительности Западного Закавказья: от смешанных широколиственных лесов с представителями субтропических видов до альпийской луговой и субнивальной растительности. Северо-западнее водораздела Псезуапсе—Аше количество высотных поясов растительности меньше, здесь отсутствуют субнивальный и альпийский пояса, а субальпийский пояс почти не выражен. Существенное отличие в характере растительности этих двух частей региона заключается и в том, что от р. Псоу до р. Псезуапсе господствуют мезофильные растительные формации, а с бассейна р. Аше в сложении растительных сообществ, особенно нижних поясов, значительно увеличивается роль ксерофитов.

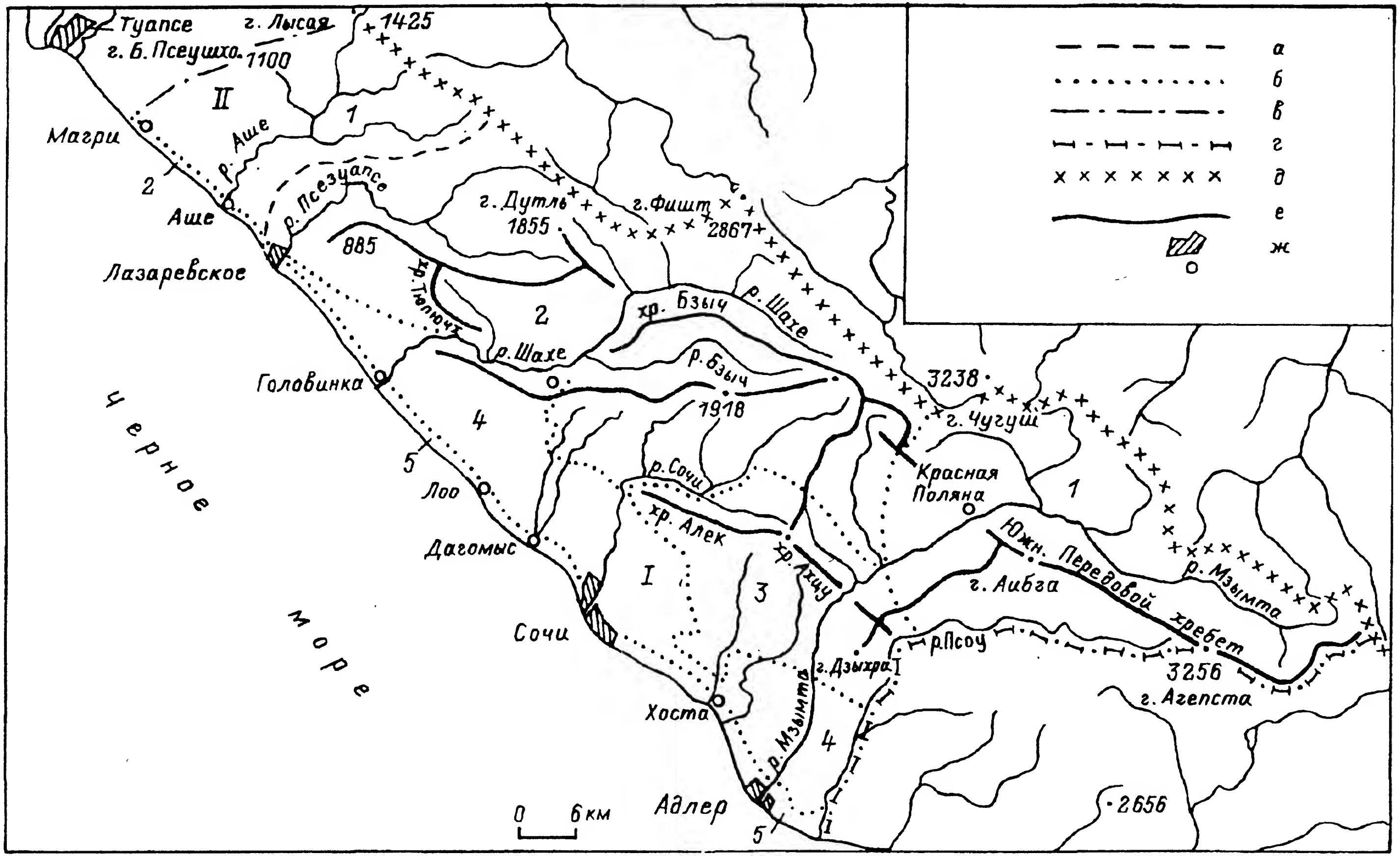
Территория Сочинского Причерноморья относится к Западно-Закавказской геоботанической провинции (Шифферс, 1953). В ней ранее было выделено 2 геоботанических округа: к юго-востоку от р. Аше — Сочинский (Голгофская, 1967) или Черкесский (Несветаева, 1972; Коваль, 1974), а к северо-западу от р. Аше — Северо-Черкесский (Несветаева, 1972; Коваль, 1974; Середин, 1980). Учитывая разработки предшествующих исследователей и результаты работ автора (Солодько, 1979, 1985, 1986; Солодько, Куликов, 1982), представляется целесообразным выделение 2 геоботанических округов: Сочинского и Туапсинского, но с границей между ними по водоразделу рек Псезуапсе и Аше. Основой для проведения дробного геоботанического районирования послужила ландшафтная карта Адлерского и Лазаревского районов Краснодарского края (Олюнин, 1949).

Территория Сочинского геоботанического округа расположена между Главным Кавказским хребтом и берегом Черного моря, на юго-востоке граница проходит по р. Псоу, на северо-западе — по водоразделу рек Псезуапсе и Аше. В округе выделено 5 геоботанических районов (см. рисунок).

От водораздела Псезуапсе—Аше начинается Туапсинский округ, северной границей которого является также Главный Кавказский хребет, а южной — берег моря. К Сочинскому Причерноморью на территории Туапсинского округа отнесено лишь 2 геоботанических района в юго-западной его части (см. рисунок).

Из всех выделенных 7 районов 2 были ранее частично охарактеризованы К. Ю. Голгофской (1967), но только в границах Кавказского заповедника (в верховьях рек Мзымта, Сочи и Шахе). В настоящей схеме геоботанического районирования границы последних районов были продолжены за пределы заповедника, а границы всех остальных районов определены впервые для всей территории Сочинского Причерноморья.

В системе районирования данной территории использован принцип выделения многопоясных единиц, принятый большинством исследователей при районировании горных стран (Шифферс, 1953; Голгофская, 1967; Коваль, 1974). При этом выделенные геоботанические районы расчленяются на микрорайоны, соответствующие отрезкам высотных поясов, которые отражают изменения в характере растительности, связанные с местными климатическими условиями. Каждому району свойствен определенный ряд поясов растительности (см. таблицу).



Схематическая карта геоботанического районирования Сочинского Причерноморья.

а — границы геоботанических округов, *б* — границы геоботанических районов, *в* — административная граница Большого Сочи, *г* — государственная граница России, *д* — Главный Кавказский хребет, *е* — остальные хребты, *ж* — населенные пункты. *I* — Сочинский округ, районы: *1* — Верхнемзымтинский, *2* — Псезуапсе-Чвижепсинский, *3* — Алек-Дзыхринский, *4* — Кичмай-Шиловский, *5* — Лазаревско-Адлерский; *II* — Туапсинский округ, районы: *1* — Аше-Туапсинский, *2* — Куапсе-Туапсинский.

Распределение растительности в геоботанических районах
Сочинского Причерноморья

Растительные пояса	Сочинский округ					Туапсинский округ	
	Геоботанические районы						
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*1*	*2*
Субнивальная растительность	+	+	−	−	−	−	−
Альпийские луга	+	+	−	−	−	−	−
Субальпийские луга	+	+	−	−	−	+	−
Пихтовые леса	+	+	−	−	−	−	−
Буковые леса	+	+	+	+	−	+	−
Дубовые леса	−	+	+	+	−	+	−
Каштановые леса	−	+	+	+	−	+	−
Смешанные широколиственные леса	−	−	+	+	−	+	−
Растительность приморских склонов, равнин и литорали	−	−	−	−	+	−	+

Примечание. «+» — наличие, «−» — отсутствие. Номера районов соответствуют их нумерации в тексте (Сочинский округ: *1* — Верхнемзымтинский, *2* — Псезуапсе-Чвижепсинский, *3* — Алек-Дзыхринский, *4* — Кичмай-Шиловский, *5* — Лазаревско-Адлерский; Туапсинский округ: *1* — Аше-Туапсинский, *2* — Куапсе-Туапсинский).

I. Сочинский округ

1. Верхнемзымтинский район темнохвойных и широколиственных лесов и высокогорных лугов.

В описываемый район входит вся верхняя половина бассейна р. Мзымты и правобережья р. Псоу. Район относится к высокогорной геоморфологической области Сочинского Причерноморья, отличающейся ярко выраженными формами рельефа гляциального типа: скалистыми островерхими гребнями до 3 км высоты, мощными ледниковыми цирками, каменными осыпями и характерными корытообразными ледниковыми долинами — трогами, каровыми озерами и моренными накоплениями. Поперечные долины рек представляют собой узкие ущелья с крутым падением продольного профиля, порогами и водопадами. Для юго-западных частей района свойствен среднегорный тип рельефа с продольными долинами рек Мзымты и Псоу, выработанными в юрских отложениях (сланцы, аргиллиты, песчаники, алевролиты). Высотные отметки территории колеблются от 500 м у русла Мзымты до 3256 м (гора Агепста) над ур. м.

В лесном поясе преобладают бурые горно-лесные почвы. Под субальпийскими разнотравными лугами и альпийскими коврами развиты и наиболее широко распространены горно-луговые почвы.

В растительном покрове преобладает растительность горно-лесного микрорайона. В нижних частях района широко распространены широколиственные леса из *Quercus iberica* Stev., *Carpinus caucasica* Grossh.,[1] *Castanea sativa* Mill., *Tilia begoniifolia* Stev., *Ulmus glabra* Huds. и др. со сплошным ярусом вечнозеленых и листопадных кустарников, папоротников, лесного разнотравья, а также мертвопокровные типы леса. На затененных влажных склонах (до 1000 м над ур. м.) чаще встречаются каштановые леса, дубовые, как правило, занимают южные склоны до высот 1000—1300 м. Каштанники и дубравы находятся здесь на верхнем пределе своего распространения. До 1500 м над ур. м. преобладают леса с господством *Fagus orientalis* Lipsky.

---

[1] Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

В полосе широколиственных лесов довольно часто встречаются вторичные древостои из *Carpinus caucasica*, *Quercus iberica*, *Castanea sativa*, *Populus tremula* L., *Pyrus caucasica* Fed., возникшие на месте вырубленных коренных лесов, а также искусственные насаждения орехоплодных (*Juglans regia* L., *Corylus avellana* L.) и так называемые «фруктарники» — посадки груши, алычи и других плодовых пород на месте сведенных лесов. Многочисленные памятники археологии и истории, разбросанные по всему лесному поясу (дольмены, развалины крепостей и храмов) и на высокогорных лугах (ацангуары), свидетельствуют об освоении здесь природы человеком с древнейших времен.

С высоты 1500—1600 м над ур. м. начинается полоса пихтовых лесов из *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach. Среди пихтарников заметную роль играют буково-пихтовые древостои, редко встречаются пихтово-еловые леса, а очень редко наблюдаются и чистые ельники из *Picea orientalis* (L.) Link. Обычны колхидские кустарники *Vaccinium arctostaphylos* L., *Ilex colchica* Pojark. В пихтовом поясе верховьев р. Мзымты произрастают парковые леса из *Acer trautvetteri* Medw., чередующиеся с высокотравными полянами. Верхняя граница пихтовых лесов проходит около 2000 м над ур. м. Выше они сменяются криволесьем из *Fagus orientalis*, *Acer trautvetteri*, *Betula litwinowii* Doluch., поднимающимся до 2100—2200, редко до 2300 м над ур. м. В составе криволесья принимают участие *Sorbus aucuparia* L., *S. buschiana* Zinserl. и др. Окаймляют лесной пояс и выходят на высокогорные луга заросли *Rhododendron caucasicum* Pall., *R. luteum* Sweet., стелющихся *Juniperus sabina* L., *J. hemisphaerica* C. Presl., *Laurocerasus officinalis* M. Roem.

Выше 2100—2200 м над ур. м. простираются высокогорные луга субальпийского микрорайона. Среднетравье, высокотравные (мятликовые) луга и особенно субальпийское высокотравье характеризуются весьма значительным участием элементов колхидской флоры: *Arafoe aromatica* M. Pimen. et Lavrova, *Gadella lactiflora* (Bieb.) Schulkina, *Telekia speciosa* (Schreb.) Baumg., *Inula magnifica* Lipsky., *Delphinium pyramidatum* Albov, *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Levier.

Часто встречаются заросли *Athyrium distentifolium* Tausch. ex Opiz., которые чередуются с участками родоретов и субальпийских лугов. Здесь обычны *Crocus vallicola* Herb., *Colchicum speciosum* Stev., *Secale kuprijanovii* Grossh.

По ледниковым циркам и карам, разделяющим их водораздельным гребням и возвышенным участкам гор располагается растительность альпийского микрорайона с обычными для нее элементами: фрагментами низкотравных альпийских лугов, приснежными луговинами с обычным для них набором видов растений. Здесь же широко представлены несомкнутые группировки скально-осыпных видов.

Высочайшие для района участки хребтов входят в субнивальный микрорайон.

2. Псезуапсе-Чвижепсинский район горных широколиственных колхидских лесов и высокогорных лугов.

Его территория занимает верховья бассейнов рек Псезуапсе, Шахе, Сочи и Чвижепсе (правого притока р. Мзымты), берущих начало на Главном Кавказском хребте, а также верховья бассейнов рек Цусхвадж, Чухукт и Чимит, стекающих с хребтов Солоницкого и Тюпючх.

В северной части района по Главному Кавказскому хребту развит высокогорный альпийский тип рельефа, хотя и в гораздо меньшей степени, чем в соседнем Верхнемзымтинском районе. Ниже по склонам гор господствует среднегорный рельеф, выработанный в более поздних юрских и меловых отложениях. В геологическом строении территории основную роль играют глинистые сланцы. Высотные отметки колеблются от 200 м над ур. м. на западе у русел рек до 2867 м над ур. м. (гора Фишт) на севере в области Главного Кавказского хребта. В целом описываемая территория характеризуется мягким и влажным климатом.

Почти вся территория района занята лесами на бурых горно-лесных почвах. Под субальпийскими лугами развиты горно-луговые почвы. Бóльшая часть площади лесного микрорайона покрыта лиственными лесами с господством *Fagus orientalis, Quercus iberica, Carpinus caucasica, Castanea sativa* и других лиственных пород, причем леса из *Castanea sativa* и *Fagus orientalis* развиваются здесь в условиях их экологического оптимума. Под пологом широколиственных лесов обширные территории заняты подлеском из вечнозеленых (*Rhododendron ponticum* L., *Laurocerasus officinalis, Ilex colchica, Daphne pontica* L., *Ruscus colchicus* P. F. Yeo) и листопадных (*Rhododendron luteum, Vaccinium arctostaphylos, Philadelphus caucasicus* Koechne и др.) кустарников. Весьма распространены папоротниковые типы лесов. Очень часто под сомкнутым пологом древостоев полностью отсутствует подлесок и травяной покров. В нижне- и среднегорной частях (до 1000 м над ур. м.) большие площади заняты *Castanea sativa* и *Quercus iberica*, а также вторичными древостоями основных лесообразователей естественного и искусственного происхождения и участками дикоплодовых пород — следами бывших черкесских и переселенческих поселений. В верхнегорной зоне верховьев рек Сочи, Шахе и Псезуапсе довольно узкую полосу занимают пихтово-буковые и пихтовые леса. Часто она прерывается верхнегорными буковыми лесами с участием *Acer trautvetteri*. На высоте 1750—1900 м над ур. м. верхний предел леса образован в основном криволесьем из *Fagus orientalis*, к которому примешиваются *Acer trautvetteri*, *Sorbus aucuparia* L., *Salix caprea* L. Субальпийские леса также изобилуют третичными реликтовыми видами: *Laurocerasus officinalis, Rhododendron caucasicum, R. luteum, Vaccinium arctostaphylos*. В связи со сравнительно низкими отметками господствующих горных вершин луговой субальпийский и альпийский микрорайоны выражены гораздо слабее лесного. Субальпийский микрорайон занимает довольно узкую пригребневую полосу вдоль Главного Кавказского хребта, уплощенные водоразделы довольно сниженной здесь его части. На них преобладают злаковые, разнотравные и гераниевые луга, встречаются вороновники (*Woronowia speciosa* (Albov) Juz.). Близ верхней границы леса в составе лугов участвует *Arafoe aromatica*. Заросли *Rhododendron caucasicum* перемежаются участками с *Juniperus hemisphaerica*. На скалах, щебнистых крутых склонах и осыпях развивается скально-осыпная растительность с характерными для этих местообитаний видами. Альпийский микрорайон отмечен только на горе Фишт, но в границах описываемого района занимает крайне малые площади. Флора и растительность субальпийского и альпийского микрорайонов горы Фишт уникальны по богатству третичными реликтовыми видами и эндемичными формами (*Alopecurus sericeus* Albov, *Festuca sommieri* Litard., *Ranunculus helenae* Albov, *Potentilla divina* Albov, *Astrantia pontica* Albov, *Chaerophyllum borodinii* Albov, *Valeriana colchica* Utkin, *Astragalus freynii* Albov, *Inula magnifica* Lipsky).

3. Алек-Дзыхринский район широколиственных колхидских лесов. Его территория занимает среднюю часть бассейнов рек Псоу, Мзымты, Сочи, верховья Хосты, Кудепсты и включает в себя Причерноморский (или Второй Передовой) хребет, состоящий из ряда отдельных хребтов небольшой протяженности, вытянутых почти параллельно Главному Кавказскому хребту. Отметки абсолютных высот колеблются от 50 м в поймах рек в южной части района до 1373 м над ур. м. (гора Сапун).

В геологическом строении территории наибольшие площади занимают комплексы верхнеюрских и верхнемеловых карбонатных флишевых отложений (известняки, мергели, алевролиты, песчаники).

Район относится к горно-карстовой области Сочинского Причерноморья. На горных хребтах Алек, Ахцу, Дзыхра, Ахун характерно повсеместное развитие процессов химического выветривания, интенсивно протекающего в условиях избыточного увлажнения и теплого климата. Здесь также интенсивно развиты и богато представлены эрозионные и карстовые явления в виде карровых полей, воронок, колодцев, подземных речек, пещер, каньоновидных ущелий.

На всей территории преобладают перегнойно-карбонатные почвы, встречаются горно-лесные бурые.

Растительный покров уникален своими скально-лесными комплексами. Абсолютно преобладает лесной микрорайон, ведущую роль в котором играют широколиственные леса: грабовые, дубовые, грабово-дубовые, буковые. Дубовые леса образуют хорошо выраженный пояс на южных, обращенных к морю склонах. Основные массивы дубрав сложены *Quercus iberica*, наиболее сухие и скалистые местообитания занимает *Quercus petraea* L. ex Liebl. В составе иберийских дубрав много третичнореликтовых видов. Теневые, более увлажненные склоны гор заняты грабовыми, каштановыми и буковыми лесами. Чистые грабняки преобладают на карбонатных породах, особенно с сильно развитым карстовым рельефом. Пояс каштановых лесов не выражен.

Характерной особенностью района является наличие в долинах всех рек своеобразных лесных формаций — смешанных широколиственных лесов ущелий, где сконцентрированы почти все характерные представители древней мезофильной лесной флоры.

Отличительная особенность района состоит и в распространении здесь в условиях своеобразного известнякового рельефа, особенно в скально-лесных комплексах, многих кальцефильных видов растений. По всем рекам и их притокам до 400 м над ур. м. распространены *Buxus colchicus* Pojark., *Leptopus colchicus* (Fisch. et C. A. Mey. ex Boiss.) Pojark. В этом районе сосредоточена подавляющая часть популяций *Bupleurum rischawii* Albov, *Muscari dolichanthum* Woronow et Tron. Только в этом районе зарегистрированы места обитания *Mzymtella sclerophylla* Kolak., *Potentilla camilae* Kolak., *Celtis australis* L. В бассейне р. Кудепсты находится западная граница ареала *Dioscorea caucasica* Lipsky. Здесь встречаются *Gentiana paradoxa* Albov, *Ostrya carpinifolia* Scop., *Lilium caucasicum* (Miscz. ex Grossh.) Grossh., *Paeonia wittmanniana* Hartwiss.

На большей части территории описываемого района естественные леса сведены. Почти вся южная половина района занята культурными ландшафтами.

4. Кичмай-Шиловский район низкогорных широколиственных лесов. Территория района расположена на южных склонах Причерноморского хребта на участке от пос. Лазаревского до границы с Абхазией.

Рельеф представлен южной полосой холмистых предгорий, примыкающих к Причерноморскому хребту, с отметками до 600 м над ур. м. Здесь же находится довольно обширная Сочи-Адлерская депрессия, образованная песчано-глинистыми отложениями палеогена. В районе встречаются бурые горно-лесные почвы, на известняковых субстратах развиты перегнойно-карбонатные почвы. К местам, покрытым как в настоящее время, так и в прошлом широколиственными лесами, приурочены желтоземы, подзолисто-желтоземные почвы.

Растительный покров района представлен лесным микрорайоном и в большей степени современными культурными ландшафтами. Антропогенные ландшафты начали здесь складываться с доисторических времен, о чем свидетельствуют сохранившиеся до сих пор в лесах памятники археологии и истории (стоянки первобытных людей, дольмены, развалины крепостей, храмов, могильники).

Растительный покров отличается большим разнообразием лесных и нелесных формаций, оригинальностью их флористического состава, в котором резко выражены колхидские черты. Здесь почти в равной мере господствуют леса из *Alnus barbata* C. A. Mey., *Quercus iberica, Carpinus orientalis* Mill., *C. caucasica, Castanea sativa, Fagus orientalis*, горно-долинные смешанные широколиственные леса, скально-лесные комплексы. Встречаются участки лесов из *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth. ex I. Iljinsk., *Fraxinus excelsior* L., *Populus tremula* и горных сосняков из *Pinus pityusa* Stev.

Горно-долинные леса из *Alnus barbata* чаще всего представлены своеобразным типом с доминированием *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., образующего сплошной ярус до 2 м высоты. По долинам рек распространены лесные формации смешанных широколиственных лесов, наиболее полно отражающие черты колхидского леса. Во всех лесных формациях обильно развиты вечнозеленые и листопадные древесные лианы — *Hedera colchica* (C. Koch.) C. Koch., *H. helix* L., *Smilax excelsa* L., *Periploca graeca* L., *Clematis vitalba* L. Редко встречаются *Vitis sylvestris* C. C. Gmel., *Laurus nobilis* L.

В лесном микрорайоне имеются скально-лесные комплексы с оригинальной и самобытной флорой. Среди них особо выделяются редколесья из *Pinus pityusa*, не удаляющиеся от берега моря более чем на 2—5 км, с участием представителей средиземноморской (*Paliurus spina-christii* Mill., *Cotinus coggigria* Scop., *Ligustrum vulgare* L., *Convolvulus cantabrica* L., *Asphodeline lutea* (L.) Reichenb., *Asparagus polyphyllus* Stev.) и колхидской (*Hedera colchica*, *Laurocerasus officinalis*, *Staphylea colchica* Stev., *Ficus carica* L. f. *colchica* Grossh.) флоры.

Небольшие участки почти исчезнувших пойменных лапиновых лесов, куртины и кустарниковидные поросли *Pterocarya pterocarpa*, а также заросли *Myricaria bracteata* Royle встречаются только в этом геоботаническом районе Сочинского Причерноморья.

Все указанные растительные сообщества, в том числе редкие, оригинальные и уникальные, сохранились в естественном виде лишь в самых труднодоступных местах ущелий и хребтов на очень небольших площадях, непригодных для хозяйственного освоения. Преобладающая часть территории этого района преобразована хозяйственной деятельностью. Повсеместно наблюдаются вторичные дубовые и грабовые леса, кустарниковые заросли (шибляк), сплошные заросли *Pteridium aquilinum* (L.) Kunth, на обнаженных склонах — группировки луговидной растительности, упрощенные злаковые ценозы.

5. *Лазаревско-Адлерский район приморских склонов, равнин и литорали.*

Территория района простирается узкой полосой шириной 1.0—1.5 км и лишь на Адлерской низменности она увеличивается до 4—5 км. Северная граница проходит по верхним частям приморских склонов, а южная — по берегу Черного моря. Абсолютные высоты — от 0 до 500 м над ур. м.

Приморские склоны сложены осадочными породами. Здесь широко представлены аккумулятивные морские и речные надпойменные террасы, переходящие друг в друга. Они сложены галечниками и песками, перекрытыми суглинком и супесью. Причерноморские низменности занимают совсем небольшие площади, сложены четвертичными и современными отложениями и аллювиальными наносами (Романика, Павлов, 1964). Под лесами встречаются горно-лесные бурые почвы, реже желтоземы; в районе развития известняков — перегнойно-карбонатные.

В данном районе бо́льшую часть территории занимает микрорайон приморских склонов, меньшую — микрорайон приморских низменностей и литорали. На приморских склонах преобладают лесные и культурные ландшафты, значительные площади заняты также скально-лесными и скально-луговыми комплексами. Лесная растительность представлена смешанными широколиственными, лиственно-хвойными и хвойными (из *Pinus pityusa*) лесами. Эта растительность почти на всей характеризуемой территории, особенно вдоль полотна железной дороги, нарушена хозяйственной деятельностью. Здесь преобладают вторичные древостои, заросли кустарников, многие места на довольно больших площадях заняты древесными экзотами, успешно акклиматизировавшимися в этих условиях.

Отличительной особенностью района являются специфические природные условия, характер и состав растительности приморских склонов. Основной и очень своеобразной является формация приморских сосняков (*Pinus pityusa*). В их составе отмечено большое число типичных представителей скально-известняковой флоры. Только в скально-лесных и скально-луговых комплексах приморских склонов наблюдаются естественные места произрастания *Cistus tauricus* C. Presl., *Vitex agnus-castus* L., *Colutea cilicica* Boiss. et Bal., *Teline monspessulana* (L.) C. Koch. На щебнистых склонах и осыпях здесь сосредоточены основные популяции *Scabiosa olgae* Albov, *Cirsium euxinum* Charadze, *Seseli ponticum* Lipsky, *Foeniculum vulgare* Mill. На открытых местах своеобразные луговидные злаковые ценозы образует *Erianthus ravennae* (L.) Beauv.

В микрорайоне приморской низменности и литорали выделяются приморская песчаная, болотная и лугово-болотная растительность, останцы естественных лесов и водная растительность прудов, озер, рек. Почти вся территория микрорайона занята антропогенными ландшафтами.

Приморская песчаная растительность здесь отличается несомкнутостью травяного покрова и развитием эфемеров. Тут произрастают средиземноморские виды: *Cakile euxina* Pobed., *Eryngium maritimum* L., *Pancratium maritimum* L., *Glaucium flavum* Crantz., *Euphorbia paralias* L., *E. peplis* L., *Calystegia soldanella* (L.) R. Br. и др. На штормовом валу наблюдаются места обитания *Carex colchica* J. Gay., *Crambe pontica* Stev. ex Rupr., *Imperata cylindrica* (L.) Raeusch., *Arundo donax* L., на уплотненных песках — *Anthemis euxina* Boiss., *Silene euxina* (Rupr.) Hand-Mazz., *Stachys maritima* Gouan, *Verbascum gnaphaloides* Bieb., *Foeniculum vulgare*. Наконец, формация ксерофильных кустарников из *Paliurus spina-christii*, *Berberis vulgaris* L., видов *Crataegus*, *Rubus* и др. в виде очень узкой полоски колючих зарослей в настоящее время почти полностью уничтожена хозяйственной деятельностью. Остались лишь отдельные ее островки.

Основные площади типичной болотной и водной растительности сосредоточены главным образом на приморской низменности.

На аллювиальных равнинах и в приустьевых частях рек развиты леса из *Alnus barbata*, зачастую сильно нарушенные. Низинные болотистые смешанно-широколиственные редколесья с *Taxus baccata* L. (где произрастал папоротник *Osmunda regalis* L., а на водной поверхности, среди кочек осок обитал папоротник *Salvinia natans* (L.) All.) в центре Имеретинской низменности исчезли в результате ее осушения. Также полностью уничтожены своеобразные редкие лесные сообщества — грабинниково-самшитовые леса с ярусом из *Ruscus aculeatus*, произраставшие в приморской части этой низменности.

II. Туапсинский округ

1. Аше-Туапсинский район широколиственных лесов колхидского типа и высокогорных лугов.

Район полностью охватывает бассейны рек Аше, Неожиданная, Макопсе, Щуюк. Главный Кавказский хребет здесь значительно снижен и его гребень протягивается почти параллельно берегу моря. Район относится к горной и предгорной геоморфологической области Сочинского Причерноморья, абсолютные высоты — от 100 до 1684 м над ур. м. (вершина Безымянная).

Территория района находится в области умеренно-холодного климата, но более континентального и сухого, чем в соседнем Сочинском округе.

Наиболее широко здесь распространены бурые горно-лесные почвы, на известняках и мергелях в лесном поясе — перегнойно-карбонатные, а в поясе высокогорных лугов — горно-луговые.

По площади преобладает лесной микрорайон, ведущую роль в котором играют широколиственные леса из *Quercus ibericus*, *Carpinus orientalis* и *C. caucasicus*, видов *Castanea*, *Fagus*. К дубово-грабовым и грабинниковым лесам приурочены основные места обитания *Crocus speciosus* Bieb., а также единственно установленное место произрастания *Gladiolus imbricatus* L.; к более влажным склонам северных экспозиций приурочены каштановые и буковые леса. При этом каштановые леса больше распространены в нижнегорной части территории, а буковые — в верхнегорной, вплоть до верхней лесной опушки. Среди огромных массивов широколиственных лесов вкраплены небольшие участки с *Populus tremula*, *Pinus kochiana* Klotzsch. ex C. Koch., скально-лесные комплексы.

Характерной и отличительной особенностью лесов является значительное обеднение в них яруса вечнозеленых колхидских кустарников. Здесь нет *Buxus colchicus*, *Rhododendron ponticum*, а *Ilex colchica* встречается редко. Вечнозеленый кустарниковый ярус представлен в основном *Laurocerasus officinalis*, но жизненность и этого вида сильно снижена, высота яруса не превышает 1—2 м.

Наряду с заметным затуханием роли колхидских элементов в составе растительных формаций увеличивается присутствие ксерофильных видов, расширяются площади *Carpinus orientalis* с *Ruscus aculeatus*, заросли *Paliurus spina-christi*, *Rhus coriaria*, *Ligustrum vulgare*. Появляются заросли *Prunus spinosa* L., на склонах горы Хакукай — своеобразное дубово-можжевеловое редколесье с *Juniperus oxycedrus* L. В скально-луговых и скально-лесных комплексах Сочинского Причерноморья только здесь отмечаются *Onosma rigida* Ledeb., *Salvia ringens* Smith., *Veronica filifolia* Lipsky, *Stipa pulcherrima* C. Koch, *Genista patula* Bieb., *Chamaecytisus hirsutissimus* (C. Koch) Czer.

На послелесных и горных лугах от р. Аше до горы Большой Псеушхо встречаются *Tanacetum vulgare* L., *Achillea millefolium* L., *Filipendula vulgaris* Moench. и другие лесостепные виды, а также *Eremurus tauricus* Stev.

На всей низкогорной территории большое распространение имеют вторичные низкоствольные дубняки, грабово-дубовые и грабовые древостои. Невозобновившиеся вырубки, заросли кустарников, шибляк, сплошные заросли *Pteridium aquilinum* — результат современной хозяйственной деятельности. Одичавшие сады, «фруктарники», большое количество луговых послелесных полян, а также многочисленные сохранившиеся в данном регионе памятники археологии и истории (дольмены, могильники) свидетельствуют о хозяйственной деятельности человека с очень давних времен.

В верхнегорной части Главного Кавказского хребта на небольших площадях встречаются пихтово-буковые леса, а пояс пихтовых лесов здесь не выражен. Слабо развита и субальпийская лесная растительность, которая в виде довольно узкой полосы буковых криволесий, порой всего лишь до 1—2 м высоты, завершает лесной пояс. По верхней лесной опушке тянутся довольно густые кустарниковые заросли в основном из *Rhododendron luteum* и *Vaccinium arctostaphylos*, реже *Laurocerasus officinalis*. Часто высота зарослей мало отличается от высоты криволесий.

Высокогорный луговой микрорайон выражен слабо, луговая растительность занимает незначительные площади, вытянута узкой прерывистой полосой по гребню Главного Кавказского хребта, сниженному здесь до 1400 м над ур. м. Субальпийское высокотравье практически отсутствует. Преобладают среднетравные злаковые луговые формации с участием разнотравья, в них уже нет колхидских элементов. Альпийского лугового микрорайона нет.

2. Куапсе-Туапсинский район приморских склонов и литорали.

Территория района простирается вдоль берега моря от пос. Лазаревского до пос. Магри (и далее уходит за пределы Сочинского Причерноморья) узкой полосой (шириной около 1 км) и занимает лишь приморские склоны с высотами от 0 до 100 м над ур. м. (редко до 400 м в виде обрывов на верхнемеловых мергелях, известняках, песчаниках, алевролитах), по верхним частям которых проходит северная граница района. Аккумулятивные террасы выражены слабо.

Приморские склоны находятся под влиянием влажного климата с восточно-средиземноморскими чертами. Почти все склоны имеют южную экспозицию, значительную крутизну и поэтому бóльшую часть года сильно прогреваются и иссушаются. Здесь создаются условия для развития ксерофитной растительности.

На приморских склонах из карбонатных горных пород под лесной растительностью преобладают перегнойно-карбонатные почвы. Часто наблюдаются примитивные маломощные почвы на осыпях, различных обнажениях, скалистых и каменистых склонах.

На территории описываемого района преобладают лесной микрорайон и антропогенные ландшафты, а непосредственно у берега моря, вдоль полотна железной дороги, значительные площади заняты отвесными обрывами. Вдоль всей прибрежной границы района протянулся микрорайон литорали.

Естественная лесная растительность представлена широколиственными и хвойно-широколиственными лесами, зарослями кустарников. Преобладают низкоствольные дубравы, заросли *Carpinus orientalis* и *Cornus mas*, грабово-дубовые, а также вторичные смешанно-широколиственные леса, в которых весьма слабо участвуют папоротники. Характерной для района является формация приморских сосняков из *Pinus pityusa*. Сосновые и сосново-лиственные редколесья фрагментарно встречаются на приморских каменистых и скалистых склонах. В составе лиственных лесов, хвойных редколесий и зарослей кустарников обычны *Juniperus oxycedrus*, *Paliurus spina-christii*, *Rhus coriaria*, *Cotinus coggygria*, *Ligustrum vulgare*, *Colutea cilicica*. На скалах и осыпях обитают *Scabiosa olgae*, *Seseli ponticum*, *Cirsium euxinum* и др. На низменностях и приморских склонах созданы многочисленные посадки древесных экзотов, заложены парки и лесопарки. Многие места, где сведена коренная растительность, заняты экзотами, успешно натурализовавшимися в этих условиях.

Микрорайон литорали местами очень сильно изменен хозяйственной деятельностью (различные сооружения), а коренная растительность почти полностью истреблена.

Разработанная схема дробного геоботанического районирования послужит рациональному использованию, охране и изучению растительности уникального региона России, будет полезной при подготовке крупномасштабной геоботанической карты и составлении конспекта дикорастущей флоры Сочинского Причерноморья.

Работа выполнена при финансовой поддержке ГНТП «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гвоздецкий Н. А., Думитрашко Н. В., Нефедьева Е. А. Кавказская горная страна // Кавказ. М., 1966. С. 326—353.

Голгофская К. Ю. К дробному геоботаническому районированию Кавказского заповедника // Тр. Кавказ. гос. заповедника. М., 1967. Вып. 9. С. 119—156.

Горчарук Л. Г. Изучение и систематика почв Кавказского заповедника // Тр. Кавказ. гос. заповедника. Краснодар, 1965. Вып. 8. С. 26—32.

Гулисашвили В. З., Махатадзе Л. Б., Прилипко Л. И. Растительность Кавказа. М., 1975. 232 с.

Канонников А. М. Природа Кубани и Причерноморья. Краснодар, 1977. 112 с.

Коваль И. П. Лесорастительное районирование Черноморского побережья Кавказа (РСФСР) // Горное лесоводство и лесовосстановление: Сб. науч. тр. Сочинской науч.-исслед. опытной станции субтропического лесного и лесопаркового хоз-ва Сочи, 1974. Вып. 9. С. 10—21.

Колаковский А. А. Растительный мир Колхиды. М., 1961. 459 с.

Лозовой С. П., Канонников А. М. Рельеф // Природа Краснодарского края. Краснодар, 1979. С. 59—83.

Мосияш А. С. Агроклиматическая характеристика субтропических районов Краснодарского края // Докл. Сочинского отд. геогр. о-ва СССР. Л., 1971. Вып. 2. С. 80—94.

Несветаева С. А. Послелесная растительность района Пшада—Шепси Новороссийской ботанико-географической провинции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д., 1972. 23 с.

Олюнин В. Н. Карта природных условий (ландшафтов) Адлерского и Лазаревского районов Краснодарского края (Южный склон Большого Кавказа). М. 1 : 100 000. М., 1949. 1 л.

Олюнин В. Н. Геоморфологическое описание южного склона Большого Кавказа. Адлерский и Лазаревский районы // Природные условия Северо-Западного Кавказа и пути рационального использования их в сельскохозяйственном производстве. М., 1952. С. 13—37.

Романика Л. И. К характеристике основных абиотических компонентов природного комплекса Кавказского заповедника // Тр. Кавказ. гос. заповедника. Краснодар, 1977. Вып. 11. С. 34—42.

Романика Л. И., Павлов А. Н. Режим грунтовых вод Адлерской низменности. М., 1964. 101 с.

Середин Р. М. Геоботаническое районирование. Северный Кавказ // Растительные ресурсы. Ч. 1. Леса. Ростов н/Д., 1980. С. 18—40.

Солодько А. С. Фитоценозы полосы верхнего предела леса на Северо-Западном Кавказе, их устойчивость и некоторые вопросы охраны // Проблемы ботаники. Флора и растительность высокогорий. Новосибирск, 1979. Т. 14. Ч. 1. С. 196—201.

Солодько А. С. Редкие и исчезающие растения лесного пояса // Экологические исследования в Кавказском биосферном заповеднике. Ростов н/Д., 1985. С. 93—99.

Солодько А. С. Растительность лесного пояса Кавказского заповедника // Растительные ресурсы. Ч. 3. Редкие и исчезающие растения и растительные сообщества Северного Кавказа. Ростов н/Д., 1986. С. 32—40.

Солодько А. С., Куликов Г. А. О связи лесной растительности с геологическими условиями на Северо-Западном Кавказе // География и природные ресурсы. 1982. № 1. С. 40—46.

Тонконоженко Е. В. Почвы // Природа Краснодарского края. Краснодар, 1979. С. 151—173.

Фриланд В. М. Почвы // Кавказ. М., 1966. С. 196—210.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Чубуков Л. А. Климат. Западное Закавказье // Кавказ. М., 1966. С. 103—111.

Шифферс Е. В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л., 1953. 399 с.

Музей истории
Хостинского района
Сочи

Получено 14 I 1998

SUMMARY

A short account of physical-geographical conditions and distribution of vegetation, from the river Psou to Tuapse and from the sea-side to the Main Caucasian range, is given. Based on the published information and personal materials of the author, the detailed geographical division is worked out. Two geobotanical districts and seven regions were distinguished. An account of their borders, biological characteristics, description of vegetation and distribution of some plant species is presented.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561.26 (4)

© И. В. Макарова, Н. И. Стрельникова

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ ПАНЦИРЯ *CRISTODISCUS SUCCINCTUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

I. V. MAKAROVA, N. I. STRELNIKOVA. NEW DATA ON FRUSTULE MORPHOLOGY IN *CRISTODISCUS SUCCINCTUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

Получены новые данные по морфологии панциря *Cristodiscus succinctus*, которые позволяют значительно дополнить первоначальное описание вида и изменить объем рода.

Ключевые слова: створка, двугубые выросты, ареолы, эоцен, вымерший вид.

Coscinodiscus succinctus Sheshuk. et Gles. описан В. С. Шешуковой-Порецкой и З. И. Глезер (1964) из зеленовато-серых глин около г. Днепропетровска, на левом берегу р. Днепра. Возраст отложений, из которых описан вид, авторы определяли как поздний эоцен—ранний олигоцен. Позднее этот вид был найден в отложениях киевской свиты (средний эоцен) Украины (Глезер и др., 1965; Глезер, Шешукова-Порецкая, 1969), в эоценовых отложениях (саксаульская свита) Западного Казахстана и юго-западной части Тургайского прогиба (Глезер, 1974), в отложениях тишкинской и касьяновской свит (средний—верхний эоцен) Воронежской обл. и в среднеэоценовых кремнисто-кокколитовых илах в районе Багамских о-вов (плато Блэйк) Атлантического океана (Стрельникова, 1992). Широкое распространение и приуроченность к определенному возрастному интервалу (средний эоцен, зона NP 16) позволили выделить одноименную зону.

З. И. Глезер и А. П. Ольштынская (1994) изучили *Coscinodiscus succinctus* в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) и выявили ряд признаков, которые позволили описать новый род *Cristodiscus* Gles. et Olsht. с типовым видом *C. succinctus*. В связи с ревизией рода *Coscinodiscus* нами было проведено исследование *Cristodiscus succinctus*, в результате которого выявлены новые признаки, позволившие дополнить данные З. И. Глезер и А. П. Ольштынской.

Материалом послужили образцы диатомовых глин тишкинской свиты (средний эоцен) из обнажения у ст. Кантемировка Воронежской обл. Для изучения в СЭМ марки JSM-35C препараты подготовлены по методике В. А. Николаева (1982), микрофотографирование проведено Л. А. Карцевой при участии авторов.

Ниже приведено описание *Cristodiscus succinctus* с учетом новых данных по морфологии этого рода, выявленных авторами данной статьи.

Cristodiscus succinctus (Sheshuk. et Gles.) Gles. et Olsht. 1994, Альгология, 4, 1 : 89 — *Coscinodiscus succinctus* Sheshuk. et Gles. 1964, Новости сист. низш. раст.: 82, табл. II, *1, 2*).

Створки круглые, вогнутые в прикраевой зоне, слегка выпуклые в середине радиуса и с небольшой вогнутостью в центре створки, 60—120 мкм в диам. (табл. I, *1—3*). Ареолы локулярные с наружным крибрумом (табл. I, *4*), собраны в пучки, в которых ряды ареол обычно параллельны длинному среднему или длинному крайнему ряду (табл. I, *1, 2*); в центре створки ареолы в радиальных рядах, 5—6 в 10 мкм. Центр створки с гиалиновым полукольцом (табл. I, 2) или гиалиновой поверхностью с недоразвитыми ареолами (табл. I, *5*). Иногда в центральной части створки, до середины радиуса (табл. I, *1, 2*) или далее к периферии (табл. I, *3, 7*) пучки отграничены узкими гиалиновыми лучами. Край лицевой части створки с неровной кольцевой гиалиновой зоной, 2—3 мкм шир. (табл. I, *2, 6—9*) и отдельными на ней редкими ареолами (табл. I, *6, 7*). Загиб створки довольно высокий, 8—14 мкм шир., с вертикальными рядами мелких ареол, 10—12 в 10 мкм, 8—9 ареол в ряду (табл. I, *7*; табл. II, *1—4, 8*). Край загиба узкий, гиалиновый (табл. I, *8*). На верхнюю часть загиба налегает в виде ободка объемный краевой гиалиновый гребень 2.7—4.0 мкм шир., соединяющийся с лицевой частью створки короткими радиальными ребрышками, отходящими от краевой кольцевой гиалиновой зоны, 6 ребрышек в 10 мкм (табл. II, *1—4*). Двугубые выросты расположены на границе с загибом по центру пучка, обычно в конце длинного радиального ряда (табл. II, *5, 6*). С внутренней поверхности они имеют короткую трубку, на дистальном конце заканчивающуюся заметным расширением с широкой тангенциальной щелью (табл. II, *6, 7*). В основании трубка имеет эллиптическое отверстие, тангенциально расположенное (табл. II, *8*). Трубка двугубого выроста пронизывает базальной слой и выходит на наружную поверхность створки ниже гиалинового кольца (табл. I, *9*), проникает через краевой гребень и заканчивается на нем маленьким круглым отверстием (табл. II, *2—4*).

Морской вымерший вид.

Средний—поздний эоцен: Воронежская антеклиза (тишкинская и касьяновская свиты). Вне России: Украина, Днепровско-Донецкая впадина (киевская и обуховская свиты); Казахстан: Западное Примугоджарье (акчатская свита), Прикаспийская впадина (шубарсайская свита); Атлантический океан, плато Блэйк Багама.

К первоописанию (Глезер, Ольштынская, 1994) нами добавлены новые данные об иной поверхности створок, наличии пучков, в которых ряды параллельны не только длинному среднему ряду, но и длинному крайнему; об объемности краевого гиалинового гребня; существенно дополнены сведения о форме двугубых выростов, которая для этого вида у вышеназванных авторов практически не описана. Что касается второго вида этого рода — *Cristodiscus duplex* (Gles.) Gles. et Olsht., описанного там же, то он имеет четкие отличия от *C. succinctus*, которые выражаются в форме и размерах створок, количестве и расположении ареол, строении центра створки, отсутствии кольцевой гиалиновой зоны на границе с загибом и, главное, в другой форме двугубых выростов на внутренней поверхности створки. Последний морфологический признак характерен только для этого вида, он является специфичным и отличным от всех других двугубых выростов среди различных родов диатомовых водорослей (Глезер, Ольштынская, 1994 : 91, табл. II, *1, 2*). Учитывая вышесказанное, целесообразно второй вид выделить в самостоятельный род, а описанный ранее род *Cristodiscus* считать пока монотипным.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 96-04-50812 и 96-04-48993).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глезер З. И. Эоценовые диатомеи // Диатомовые водоросли СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 115—143.

Глезер З. И., Зосимович В. Ю., Клюшников М. Н. Диатомовые водоросли палеогеновых отложений бассейна р. Северный Донец и их стратиграфическое положение // Палеонтол. сб. 1965. № 2. Вып. 2. С. 73—88.

Глезер З. И., Шешукова-Порецкая В. С. К истории формирования позднеэоценовой морской диатомовой флоры Украины // Вестн. ЛГУ. 1969. Сер. биол. № 9. Вып. 2. С. 60—73.

Глезер З. И., Ольштынская А. П. Новые данные об эоценовых диатомовых водорослях семейства *Coscinodiscaceae* // Альгология. 1994. Т. 4. № 1. С. 89—93.

Николаев В. А. К методике приготовления препаратов диатомовых водорослей для светового и сканирующего электронного микроскопов // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1677—1679.

Стрельникова Н. И. Палеогеновые диатомовые водоросли. СПб., 1992. 311 с.
Шешукова-Порецкая В. С., Глезер З. И. Новые виды морских палеогеновых диатомовых водорослей УССР // Новости сист. низш. раст. Л., 1964. С. 78—92.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 7 V 1997

SUMMARY

New data on *Cristodiscus succinctus* morphology are given. They allow to widen considerably the original description of a species and to change the volume of the genus.

УДК 581.26 (261.243)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 1

© **М. Г. Потапова**

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ПЕСЧАНОЙ ЛИТОРАЛИ В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА

M. G. POTAPOVA. THE DIATOM ALGAE OF A SANDY LITTORAL IN THE EASTERN PART OF THE GULF OF FINLAND

Исследованы диатомовые водоросли микрофитобентоса и обрастаний зеленой водоросли *Cladophora glomerata* на северном побережье восточной части Финского залива. Обнаружено 126 видов и внутривидовых таксонов диатомовых водорослей, 5 из которых впервые найдены в Балтийском море. Основными чертами флоры является преобладание пресноводных видов над солоноватоводными и массовое развитие типичных для эпипсаммона мелкоклеточных диатомей из родов *Achnanthes*, *Staurosira* и *Martyana*.

Ключевые слова: диатомовые, Финский залив, литораль.

Усиливающееся евтрофирование вызывает необходимость детального исследования экологической ситуации в Финском заливе. Вместе с тем до сих пор не выяснен даже видовой состав некоторых групп организмов, населяющих эту часть Балтийского моря. В частности, мало изучены диатомовые водоросли бентоса и перифитона, индикаторная ценность которых широко известна.

Наиболее подробные исследования эпифитных и бентосных диатомовых водорослей Финского залива были проведены в районе Твярминской зоологической станции, расположенной на южном побережье Финляндии в западной части Финского залива (Rautiainen, Ravanko, 1972; Leskinen, Hallfors, 1990, 1994; Snoeijs et al., 1990). Некоторые сведения о диатомеях, встречающихся в поверхностном слое донных осадков Финского залива, содержатся в работах K. Mölder, R. Tynni (1967—1973; Tynni, 1975—1980). В работе В. Н. Никулиной и Л. Н. Анохиной (1987) приведен видовой состав водорослей перифитона в Невской губе — наиболее опресненном восточном участке залива. За исключением этого района, побережье восточной части Финского залива в отношении флоры диатомовых водорослей практически не исследовано.

Цель настоящей работы состояла в описании флоры диатомовых водорослей, населяющих литораль Финского залива на участке побережья от ст. Горская (60°03′08″ с. ш., 29°58′08″ в. д.) до пос. Зеленая Роща (60°10′57″ с. ш., 29°01′12″ в. д.).

Материал и методика

Материалом для этой публикации послужили 23 пробы водорослей, собранные автором в июле 1995 г. и октябре—ноябре 1996 г. Пробы отбирали в районе станции Горская (к западу от дамбы), в поселках Репино, Комарово и Зеленая Роща. На этом участке побережья преобладают песчаные пляжи, иногда встречаются валуны и галька, высшая водная растительность развита слабо, лишь во второй половине лета местами разрастаются рдесты, из макрофитов обильна зеленая водоросль *Cladophora glomerata* Kütz. Соленость воды составляет от 0.11 до 3 ‰. Все пробы были отобраны с глубины 20—40 см и зафиксированы этанолом. Диатомовые водоросли определяли и подсчитывали в постоянных препаратах под световым микроскопом марки Nikon. Относительную численность определяли путем подсчета 500 створок в каждой пробе. Для определения водорослей использовали также сканирующие электронные микроскопы марок Philips и Jeol. Номенклатура диатомовых водорослей соответствует стандарту, принятому в публикациях 27-й Рабочей группы морских биологов Балтики «Интеркалибрация и идентификация диатомовых водорослей Балтийского моря» (Snoeijs, 1993; Snoeijs, Vilbaste, 1994; Snoeijs, Potapova, 1995; Snoeijs, Kasperovičiene, 1996).

Результаты

Всего было обнаружено 126 видов и внутривидовых таксонов диатомовых водорослей (см. таблицу). 29 (23 %) видов широко распространены по всему Балтийскому морю и известны как обитатели солоноватых вод. 33 (26 %) вида характерны для опресненных участков Балтийского моря и, несмотря на способность вегетировать в солоноватых водах, все же считаются пресноводными организмами. 64 (51 %) вида диатомей редко встречаются в других районах Балтики и характерны для пресных вод.

Систематический состав диатомовых водорослей песчаной литорали восточной части Финского залива

Таксон	Встречаемость		Распространение
	Бентос	Эпифитон	
Thalassiosira baltica (Grunow) Ostenfeld	*	*	Бал-П
Skeletonema costatum (Greville) Cleve	*	*	Бал
S. subsalsum (A. Cleve) Bethge	**	*	П
Cyclotella atomus Hustedt	*	*	П
C. choctawatcheeana Prasad	*		Бал
C. meneghiniana Kützing	*		Бал-П
C. radiosa (Grunow) Lemmermann	*		П
C. stelligera Cleve et Grunow	*	*	П
C. tripartita Håkansson	*		П
Cyclostephanos dubius (Fricke) Round	*		П
Staurastrum hantzschii Grunow f. *typica*	*	*	Бал-П
S. hantzschii f. *tenuis* (Hustedt) Håkansson et Stoermer		*	П
S. neoastrea Håkansson et Hickel	*	*	П
Melosira moniliformis (O. Müller) C. A. Agardh	*	*	Бал
Paralia sulcata (Ehrenberg) Cleve	*		Бал
Aulacoseira islandica (O. Müller) Simonsen	*	*	П
A. subarctica (O. Müller) Haworth		*	П
Fragilaria capucina Desmazières	**	*	П
F. crotonensis Kitton	*		П

Продолжение таблицы

Таксон	Встречаемость		Распространение
	Бентос	Эпифитон	
Fragilaria vaucheriae (Kützing) Petersen	*	***	П
F. cf. *virescens* var. *subsalina* Grunow	*	*	О
Asterionella formosa Hassal	*		П
Staurosira construens Ehrenberg	*		П
S. elliptica (Shumann) Williams et Round	***	**	Бал-П
Martyana atomus (Hustedt) Snoeijs	*	*	Бал
M. schulzii (Brockmann) Snoeijs	**	*	Бал
Diatoma moniliformis Kützing	**	**	Бал
D. problematica Lange-Bertalot	*	*	П
D. tenuis C. A. Agardh	*	*	Бал-П
D. vulgaris Bory	*		Бал-П
Meridion circulare (Greville) C. A. Agardh	*		П
Synedra acus Kützing	*		П
S. ulna (Nitzsch) Ehrenberg	*		П
Ctenophora pulchella (Ralfs ex Kützing) Williams et Round	*	*	Бал-П
Opephora olsenii Møller	*	*	Бал
Tabellaria fenestrata (Lyngbue) Kützing	*		П
T. flocculosa (Roth) Kützing	*		П
Eunotia subarcuatoides Alles et al.	*		П
Petroneis humerosa (Brébisson) Stickle et Mann	*		Бал
Aneumastus minor (Hustedt) Lange-Bertalot	*		Бал-П
Mastogloia smithii Thwaites	*		Бал-П
Rhoicosphenia curvata (Kützing) Grunow	*	***	Бал
Placoneis clementis (Grunow) E. J. Cox	*		Бал
Cymbella cuspidata Kützing	*	*	П
Encyonema caespitosum Kützing	*	**	Бал-П
E. silesiacum (Bleish) Mann	*	**	П
Gomphonema olivaceum (Hornemann) Brébisson	*	***	Бал-П
G. parvulum (Kützing) Kützing	*	*	Бал-П
Reimeria sinuata (Gregory) Kociolek et Stoermer	*	*	П
Achnanthes bioretii Germain	**	*	П
A. clevei Grunow	*		П
A. delicatula (Kützing) Grunow	*	*	Бал-П
A. engelbrechtii Cholnoky	**	*	Бал-П
A. grana Hohn et Hellerman	**	*	П
A. kolbei Hustedt		*	П
A. lanceolata (Brébisson) Grunow subsp. *lanceolata*	*	*	П
A. lanceolata subsp. *dubia* (Grunow) Lange-Bertalot		*	П
A. lanceolata subsp. *frequentissima* Lange-Bertalot	**	*	П
A. lanceolata subsp. *lancelatoides* (Sovereign) Lange-Bertalot	*	*	П
A. laterostrata Hustedt	*		П
A. lemmermannii Hustedt	*		Бал
A. minutissima Kützing	*	*	Бал-П
A. rossii Hustedt	*	*	П
A. rostrata Oestrup	*	*	П
A. septentrionalis Oestrup		*	Бал
A. suchlandtii Hustedt	*		П
A. taeniata Grunow	*		Бал
A. ventralis (Krasske) Lange-Bertalot	*		П

Продолжение таблицы

Таксон	Встречаемость		Распространение
	Бентос	Эпифитон	
Cocconeis cf. neodiminuta Krammer	*	*	П
C. pediculus Ehrenberg	*	***	Бал-П
C. placentula Ehrenberg	*	*	Бал-П
C. scutellum Ehrenberg	*		Бал
Berkeleya rutilans (Trentepohl) Grunow	*	*	Бал
Cavinula cocconeiformis (Gregory) Mann	*	*	П
C. pseudoscutiformis (Hustedt) Mann et Stickle	*	*	Бал-П
Sellaphora bacillum (Ehrenberg) D. G. Mann	*		П
S. pupula (Kützing) Mereschkowsky var. *pupula*	*	*	П
S. pupula var *mutata* (Krasske) D. G. Mann	*		П
Pinnularia microstauron var. *brebissonii* (Kützing) Mayer	*		П
P. ignobilis (Krasske) Cleve-Euler	*		П
P. viridis (Nitzsch) Ehrenberg	*		П
Caloneis amphisbaena (Bory) Cleve	*		Бал
C. bacillum (Grunow) Cleve	*		П
C. silicula (Ehrenberg) Cleve	*		П
Navicula capitata Ehrenberg var. *capitata*	*		Бал-П
N. capitata var. *hungarica* (Grunow) R. Ross	*	*	П
N. crucicola (W. Smith) Donkin	*		Бал
N. cryptocephala Kützing	**	*	П
N. decussis Oestrup	*		П
N. flanatica Grunow	*		Бал
N. gregaria Donkin	*		Бал
N. integra (W. Smith) Ralfs	*	*	П
N. lanceolata (C. A. Agardh) Ehrenberg	*	*	Бал-П
N. lesmonensis Hustedt	*	*	П
N. meniscus Schumann	*	*	Бал
N. peregrina (Ehrenberg) Kützing	*		Бал
N. perminuta Grunow	*	**	Бал
N. phyllepta Kützing	*	*	Бал
N. platystoma Ehrenberg	*		П
N. protracta (Grunow) Cleve	*		Бал
N. rhynchocephala Kützing	*		Бал-П
Plagiotropis lepidoptera (Gregory) Kützing	*		Бал
Stauroneis phoenicentron (Nitzsch) Ehrenberg	*		П
S. smithii Grunow	*		П
Amphora coffaeaformis (C. A. Agardh) Kützing	*		Бал
A. ovalis (Kützing) Kützing	*		Бал-П
A. pediculus (Kützing) Grunow	*	*	Бал-П
A. veneta (Kützing)	*	*	Бал-П
Nitzschia agnita Hustedt	*		П
N. capitellata Hustedt	*	*	Бал-П
N. dissipata (Kützing) Grunow	*	*	П
N. frustulum (Kützing) Grunow	*	*	Бал-П
N. heufleriana Grunow	*		Бал-П
N. inconspicua Grunow	*	*	Бал-П
N. microcephala Grunow	**	**	Бал-П
N. paleacea Grunow	**	**	Бал-П
N. palea (Kützing) W. Smith	**	*	П
N. rosenstockii Lange-Bertalot	*		П

Таксон	Встречаемость		Распространение
	Бентос	Эпифитон	
Nitzschia supralitorea Lange-Bertalot	*	*	П
N. valdestriata Aleemet Hustedt	*		Бал
Denticula tenuis Kützing	*		П
Fragilariopsis cylindrus (Grunow) Krieger	*		Бал-П
Epithemia sorex Kützing		*	Бал-П
Surirella amphioxys W. Smith	*		П
S. brebissonii Krammer et Lange-Bertalot	*	*	Бал-П
S. minuta Brebisson	*		П

Примечание. *** — относительное обилие вида, хотя бы в одной пробе более 20 %; ** — более 5 %; * — ни в одной пробе не превышает 5 %. Бал — вид широко распространен по всему Балтийскому морю, Бал-П — вид часто встречается в опресненных районах Балтики, П — вид редко встречается в Балтийском море.

Виды *Achnanthes bioretii*, *A. engelbrechtii*, *A. grana*, *A. rossii*, *Diatoma problematica* были впервые обнаружены в Балтийском море.

В пробах перифитона и бентоса отмечалось значительное число створок планктонных видов диатомей, чаще всего *Skeletonema subsalsum*, *Achnanthes taeniata*, *Cyclotella atomus*, *C. meneghiniana*, *Thalassiosira baltica*, *Aulacoseira subarctica*. Типичные эпифиты часто встречались в пробах бентоса, и напротив, виды, известные как обитатели грунтов, обнаруживались в пробах эпифитона. В то же время подсчет относительной численности створок в препаратах дал возможность выявить виды, доминирующие в этих сообществах.

В бентосных пробах преобладали мелкие диатомовые, характерные для эпипсаммона: *Staurosira elliptica*, *Achnanthes bioretii*, *A. engelbrechtii*, *A. grana*, *A. lanceolata* subsp. *frequentissima*, *A. rossii*, *A. rostrata*, *Martyana schulzii*. Довольно многочисленными были также подвижные эпипелические диатомеи — *Navicula cryptocephala*, *Nitzschia microcephala*, *N. paleacea*, *N. palea* и эпифитические *Diatoma moniliformis* и *Fragilaria capucina*. Их доля была выше в местах, более защищенных от волнения.

В обрастаниях кладофоры доминировали *Rhoicosphenia curvata*, *Cocconeis pediculus*, *Fragilaria vaucheriae*, *Gomphonema olivaceum*, а также *Diatoma moniliformis*, *Encyonema caespitosum*, *E. silesiacum*, *Navicula perminuta*, *Nitzschia microcephala*, *N. paleacea*, *Staurosira elliptica*.

С увеличением солености с востока на запад значительно уменьшалась доля таких видов, как *Nitzschia dissipata*, *Achnanthes minutissima*, *Gomphonema olivaceum*, *Fragilaria vaucheriae*, *F. capucina*, и увеличивалась доля *Navicula perminuta* и *Epithemia sorex*.

Обсуждение

1. Микрофитобентос. По видовому составу бентосных диатомовых исследованный район обнаруживает наибольшее сходство с Тварминским архипелагом в западной части Финского залива, где соленость воды составляет около 5 ‰ (Snoeijs et al., 1990). Из найденных там 118 видов диатомей 42 вида являются общими для двух районов. Многие массовые виды одни и те же. В то же время имеются различия в структуре сообщества. В наших пробах обычно доминировал *Staurosira elliptica* (до 50 % створок), тогда как в западной части залива в бентосе было 2 доминанта — *Achnanthes delicatula* и *Staurosira elliptica*. В восточной части залива не найдены *Gomphonemopsis exigua*, *G. littoralis*, *Fallacia cryptolyra*, *Tabularia fasciculata*, обитающие в его западной части. Различия в структуре бентосного сообщества диатомей несомненно обусловлены разницей в солености воды в западной и восточной частях Финского залива.

По данным S. Vilbaste (1994), в микрофитобентосе прибрежных вод Эстонии относительной численности более 20 % от общего числа створок диатомей достигают 2 вида: *Achnanthes delicatula* и *Diatoma moniliformis*; по сравнению с выявленной нами флорой здесь выше доля эпипелических диатомовых из родов *Navicula* и *Nitzschia* и ниже — представителей рода *Achnanthes* (кроме *Achnanthes delicatula*). В бухтах западного побережья Эстонии вода сильно опреснена, и было бы правомерно ожидать их сходства по составу бентосных диатомей с восточной частью Финского залива. В микрофитобентосе восточной части Матсалуской бухты, где соленость лишь изредка превышает 1 ‰, обнаружен 141 вид диатомовых водорослей (Вильбасте, 1982). Лишь 31 вид из этого списка найден в восточной части Финского залива. Из 156 видов диатомей, выявленных в микрофитобентосе Хаапсалуской бухты (Вильбасте, 1983), лишь 37 видов являются общими с описываемой флорой Финского залива. Наиболее обильны в бухтах диатомовые из родов *Amphora*, *Diatoma*, *Mastogloia*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Gyrosigma*, *Epithemia*, *Rhoicosphenia*, *Synedra* (Вильбасте, 1990). Их обилие, вероятнее всего, обусловлено тем, что в эстонских бухтах преобладают илистые и глинистые грунты.

Преобладание песчаного грунта в восточной части Финского залива является причиной массового развития мелких видов рода *Achnanthes* и *Staurosira*. Такие диатомеи, как *Staurosira elliptica*, *Achnanthes bioretii*, *A. lanceolata* subsp. *frequentissima*, *A. rostrata*, *A. minutissima*, *A. kolbei*, обычные для микрофитобентоса исследованного участка побережья, являются, по-видимому, типичными обитателями эпипсаммона пресных и слабосолоноватых вод; они отмечены, например, на песчаном грунте некоторых рек (Round, Bukhtiyarova, 1996).

Для диатомовых сообществ каменистых грунтов восточного побережья Швеции при солености 5—6 ‰ характерно преобладание *Diatoma moniliformis*, *Berkeleya rutilans*, *Nitzchia frustulum*, *Navicula perminuta* (Snoeijs, 1989, 1990). Структура этого сообщества весьма сильно отличается от описываемого нами вследствие различий как в солености воды, так и в характере грунта.

2. Эпифитон. Сообщества диатомовых водорослей, обитающих на кладофоре, заметно различаются в восточной и западной частях Финского залива, несмотря на присутствие многих общих видов. Если в восточной части обычными доминантами были *Rhoicosphenia curvata* и *Cocconeis pediculus* и несколько реже — *Gomphonema olivaceum* и *Fragilaria vaucheriae*, то в западной части по численности преобладали *Diatoma tenuis*, *Rhoicopshenia curvata*, *Tabularia tabulata*, *Navicula hansenii*, *Gomphonemopsis exiguum* и *Licmophora gracilis* (Leskinen, Hallfors, 1990). В то же время *Cocconeis pediculus* весьма обилен в летние месяцы в обрастаниях кладофоры у восточного побережья Швеции при солености около 6 ‰ (Snoeijs, 1994). Для выявленной флоры в восточной части Финского залива характерно отсутствие видов родов *Licmophora*, *Tabularia*, *Gomphonemopsis*, которые обычны на кладофоре при солености воды 5—6 ‰ (Snoeijs, 1989).

Эпифитная флора диатомей в прибрежных водах Эстонии также отличается от описываемой флоры присутствием солоноватоводных и морских видов из родов *Tabularia* и *Licmophora* (Vilbaste, 1994).

Из 49 видов диатомей, найденных в перифитоне Невской губы (Никулина, Анохина, 1987), 25 обнаружены в районе нашего исследования. Кроме того, 8 видов, найденных в наших материалах, в том числе часто доминирующий на кладофоре *Cocconeis pediculus*, отмечены только в планктоне Невской губы. По-видимому, эпифитная диатомовая флора в Невской губе и к западу от нее во многом похожи, а низкое сходство видового состава объясняется невысокой степенью изученности эпифитона.

Таким образом, сильная опресненность восточной части Финского залива определяет большую долю пресноводных видов в составе диатомовой флоры, а преобладание песчаных грунтов обусловливает массовое развитие мелкоклеточных диатомей.

Влияние на состав и структуру диатомовых сообществ таких факторов, как гидрохимический и температурный режимы вод, глубина, прозрачность, сезонность, также существенно и является предметом дальнейших исследований.

Автор благодарит проф. И. В. Макарову за ценные замечания, высказанные при обсуждении этой статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вильбасте С. Видовой состав и сезонная динамика микрофитобентоса Матсалуской бухты // Изв. АН ЭССР. Биол. 1982. Т. 31. № 3. С. 233—243.

Вильбасте С. О микрофитобентосе Хаапсалуской бухты // Тр. Ин-та зоологии и ботаники АН ЭССР. Гидробиол. исследования XIII. 1983. С. 44—52.

Вильбасте С. Сезонная динамика развития микроскопических бентосных водорослей в мелководных бухтах северо-восточной части Балтийского моря // Бот. журн. 1990. Т. 74. № 4. С. 516—521.

Никулина В. Н., Анохина Л. Н. Флористический состав планктона и перифитона // Невская Губа; гидробиологические исследования: Тр. ЗИН АН СССР. Л., 1987. Т. 151. С. 14—20.

Leskinen E., Hallfors G. Community structure of epiphytic diatoms in relation to eutrophication by the Hanko peninsula, S. coast of Finland // H. Simola. Proc. of the 10th International Diatom Symposium. 1990. P. 323—333.

Leskinen E., Hallfors G. Dynamics of epiphytic diatoms on *Cladophora glomerata* in the Tvärminne archipelago, Northern Baltic Sea // Kociolek J. P. Proc. of the 11th Diatom Symposium. 1994. P. 425—435.

Mölder K., Tynni R. Über Finnlands rezente und subfossile Diatomeen 1—7 // Bull. of the Geological Society of Finland. 1967. N 39. P. 199—217; 1968. N 40. P. 151—170; 1969. N 41. P. 235—251; 1970. N 42. P. 129—144; 1971. N 43. P. 203—220; 1972. N 44. P. 141—149; 1973. N 45. P. 159—179.

Rautiainen H., Ravanko O. The epiphytic diatom flora of the benthic macrophyte communities of rocky shores in the southwestern archipelago of Finland, Seili islands // Nova Hedwigia. 1972. Vol. 22. P. 827—842.

Round F. E., Bukhtiyarova L. Epipsammic diatoms — communities of British rivers // Diatom research. 1996. Vol. 11. N 2. P. 363—372.

Snoeijs P. A check-list of the benthic diatoms at Forsmark (northern Baltic Sea). I. Epilithic and epiphytic taxa // Ann. Bot. Fenn. 1989. N 26. P. 427—439.

Snoeijs P. Effects of temperature on spring bloom dynamics of epilithic diatom communities in the Gulf of Bothnia // J. Veg. Sci. 1990. Vol. 1. P. 599—608.

Snoeijs P. Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea. Uppsala, 1993. Vol. 1. 129 p.

Snoeijs P. Distribution of epiphytic diatom species composition, diversity and biomass on different macroalgal hosts along seasonal and salinity gradients in the Baltic Sea // Diatom Research. 1994. Vol. 9. N 1. P. 189—211.

Snoeijs P., Kasperovičiene J. Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea. Uppsala, 1996. Vol. 4. 126 p.

Snoeijs P., Leskinen E., Sundback K. et al. Microphytobenthic cell density and species composition in the surface sediment in a shallow brackish-water bay (Gulf of Finland) // Aqua Fennica. 1990. Vol. 20. N 1. P. 103—114.

Snoeijs P., Potapova M. Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea. Uppsala, 1995. Vol. 3. 126 p.

Snoeijs P., Vilbaste S. Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea. Uppsala, 1994. 126 p.

Tynni R. Über Finnlands rezente und subfossile Diatomeen 8—11 // Geological Survey of Finland. 1975. Bulletin 274. 55 p.; 1976. Bulletin 284, 37 p.; 1978. Bulletin 296. 55 p.; 1980. Bulletin 312. 33 p.

Vilbaste S. The epiphytic and microphytobenthic diatoms in Estonian coastal waters (the Baltic Sea) // D. Marino, M. Montresor. Proc. of the 13th International Diatom Symposium. 1994, P. 259—269.

Биологический НИИ
Санкт-Петербургского
государственного университета
Санкт-Петербург

Получено 8 XII 1997

SUMMARY

In the study of sandy littoral zone of the eastern part of the Gulf of Finland a total of 126 diatom species were recorded. Five species were new to the Baltic flora. The majority of species (51 %) had a freshwater affinity and were rarely recorded in the Baltic; 23 % had a bracish water affinity and are considered to be widespread in the Baltic sea; and 26 % were often found in the low salinity regions of the Baltic. The epiphytic diatom community on green alga *Cladophora glomerata* Kütz. was dominated by *Rhoicosphenia curvata*, *Cocconeis pediculus*, *Fragilaria vaucheriae*, *Gomphonema olivaceum*. The small-celled epipsammic diatoms *Staurosira elliptica*, *Martyana schulzii*, and several species of *Achnanthes* were among the most abundant diatom species in the benthic communities.

УДК 582.29 (470.21):576.8.095.323.3 Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 1

© В. И. Егоров, Т. А. Дудорева, С. Ф. Плотникова

АЗОТФИКСИРУЮЩАЯ АКТИВНОСТЬ ЛИШАЙНИКОВ ХИБИН

V. I. EGOROV, T. A. DUDOREVA, S. F. PLOTNIKOVA. NITROGEN FIXING ACTIVITY IN LICHENS OF KHIBINY MOUNTAINS (MURMANSK REGION)

Ацетиленовым методом изучена азотфиксирующая активность высушенных и свежесобранных образцов лишайников. При высушивании лишайников синезеленые водоросли сохраняют азотфиксирующую активность не более 1—3 лет, поэтому для выявления наличия или отсутствия этого признака у лишайников предпочтительнее использовать свежесобранные образцы. Азотфиксирующая способность у одних видов проявляется постоянно, независимо от времени года и места отбора образцов (*Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia*, *P. scabrosa*), у других (*P. canina*) зависит от условий места отбора. Изучение сезонной динамики потенциальной азотфиксирующей активности *Solorina crocea* показало, что этот вид обладает высокими возможностями к осуществлению процесса азотоусвоения.

Ключевые слова: лишайники, Хибины, азотфиксирующая активность, синезеленые водоросли, свежесобранные образцы.

Как известно, лишайники состоят из ассоциации генетически обособленных организмов — бесхлорофилльного гриба и фотосинтезирующих водорослей. Благодаря такому своеобразному симбиозу эти ассоциации могут занимать широкие экологические ниши.

Лишайники, фикобионтом которых являются синезеленые водоросли (или цианобактерии), снабжают микобионт не только продуктами фотосинтеза, но и связанными формами азота. Роль таких лишайников как азотонакопителей в тундровых растительных сообществах Кольского Севера не выявлялась. Известно, что в почвах Большеземельской тундры свободноживущие цианобактерии при благоприятных условиях могут связывать до 9 кг/га молекулярного азота в месяц (Гецен, Костяев, 1985). В подзолистых почвах Кольского п-ова преобладают зеленые и желтозеленые водоросли. Из синезеленых водорослей обнаружено 2 вида в целинных почвах и 5 видов — в окультуренных при численности от 0 до 36 тыс. на 1 г почвы (Штина, Ройзин, 1966). Изучение многолетней динамики несимбиотической азотфиксирующей активности почв горного профиля Хибин показало, что за счет несимбиотических микроорганизмов (в том числе и свободноживущих синезеленых водорослей) поступает в год не более 3 кг азота на 1 га (Егоров и др., 1978).

Настоящее сообщение посвящено выявлению потенциальной способности цианобактерий к усвоению молекулярного азота воздуха в условиях симбиоза с грибами.

Материал и методика

Азотфиксирующую способность выявляли в гербарных и свежесобранных образцах лишайников, которые содержат в слоевище или цефалодиях синезеленые водоросли. При определении азотфиксирующей активности гербарных образцов 1 см^2 слоевища лишайников помещали в пенициллиновые склянки с жидкой питательной средой для водорослей по Голлербаху, но без азотнокислого натрия (Сэги, 1983) и содержали под ватными пробками на свету (освещенность 2000 лк) в течение 3 сут. После этого ватные пробки заменяли резиновыми, закрепляли их металлическими зажимами и медицинским шприцем вносили 1 см^3 ацетилена. После суточного инкубирования с ацетиленом на свету в газовой пробе определяли количество восстановленного этилена. Разделение смеси осуществляли в металлических колонках, заполненных адсорбентом силикагелем АСК, концентрацию этилена устанавливали с помощью пламенно-ионизационного детектора газового хроматографа ЛХМ-8МД. Свежесобранные образцы анализировали без предварительного 3-суточного инкубирования и вместо питательной среды для водорослей вносили 0.5 мл бидистиллированной воды. В качестве контроля для выявления неспецифической этиленпродукции использовали пенициллиновые склянки с лишайниками, но без ацетилена. Другим контролем для вычленения возможного влияния хемоорганогетеротрофных несимбиотических азотфиксаторов служили склянки с лишайниками, фикобионтом которых были только зеленые водоросли. Опыты показали, что ни в среде для азотфиксирующих синезеленых водорослей после 3-суточного инкубирования, ни в свежесобранных образцах лишайников за время определения не развиваются хемоорганогетеротрофные азотфиксирующие бактерии. Таким образом, испытанной модификацией ацетиленового метода определяется азотфиксирующая способность только фикобионта лишайников.

Результаты и их обсуждение

Чтобы удостовериться в возможности сохранения синезелеными водорослями жизнеспособности и азотфиксирующей активности, испытывали лишайники разных сроков сбора. Как видно из данных, приведенных в табл. 1, цианобактерии в высушенных лишайниках сохраняются жизнеспособными только в течение 1—3 лет. Азотфиксирующую способность в опытах, проведенных в 1994 г., проявили лишайники сбора 1993 г. Ни один из испытанных лишайников, собранных в 1951—1990 гг., не обнаружил нитрогеназной активности. Из видов, собранных в 1993 г., только *Nephroma arcticum* не восстанавливал ацетилен, однако это связано, по-видимому, не со сроком хранения, а с местом отбора образца. Наличие симбиотических взаимоотношений синезеленых водорослей с грибом зависит не только от видовых особенностей последнего, но и от условий места произрастания. Так, из 5 свежесобранных образцов *Peltigera canina* только 3 проявили нитрогеназную активность, 2 образца были неактивными (табл. 2).

Образование цефалодиев отмечено более чем у 100 видов лишайников, однако их наличие не у всех растений является константным видовым признаком (Окснер, 1974). Согласно данным табл. 2, азотфиксирующую активность можно считать видовым признаком у *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia* и *P. scabrosa*, а у *P. canina* способность к азотфиксации не всегда выражена.

Для изучения сезонной динамики азотфиксирующей активности лишайника *Solorina crocea* в горной тундре была заложена стационарная площадка. Образцы отбирали еженедельно в 5-кратной повторности, анализы проводили в течение 1—2 ч после отбора образцов. Азотфиксирующая активность лишайника отмечалась постоянно, хотя величина ее и варьировала в течение вегетационного периода (табл. 3). Разница между минимальными и максимальными значениями азотфиксирующей активности колебалась в исследуемые 1993 и 1994 гг. в пределах одного-двух порядков соответственно. Однако средние значения активности за вегетационный период в сравниваемые годы достоверно не различались. Таким образом, в свежесобранных образцах с помощью предложенной модификации ацетиленового метода можно определять потенциальную способность разных видов лишайников к

ТАБЛИЦА 1

Результаты проверки нитрогеназной активности лишайников разных сроков сбора, 1994 г.

Вид	Время сбора	Нитрогеназная активность
Nephroma arcticum (L.) Torss.	1993	−
N. bellum (Spreng.) Tuck.	1967	−
N. expallidum (Nyl.) Nyl.	1990	−
N. parile (Ach.) Ach.	1968	−
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	1993	+
P. canina (L.) Willd.	1990	−
P. degenii Gyeln.	1976	−
P. didactyla (With.) I. R. Laundon	1951	−
То же	1960	−
P. horizontalis (Huds.) Baumg.	1986	−
P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln.	1988	−
P. malacea (Ach.) Funck	1972	−
P. polydactyla (Neck.) Hoffm.	1975	−
P. rufescens (Weiss) Humb.	1968	−
P. scabrosa Th. Fr.	1975	−
То же	1993	+
Phaeophyscia sciastra (Ach.) Moberg	1993	+
Solorina crocea (L.) Ach.	1968	−
S. saccata (L.) Ach.	1972	−
Sphaerophorus fragilis (L.) Pers.	1987	−
S. globosus (Huds.) Vain.	1968	−
Stereocaulon paschale (L.) Hoffm.	1968	−

Примечание. В табл. 1 и 2: «+» — нитрогеназная активность обнаружена, «−» — нитрогеназная активность отсутствует.

ТАБЛИЦА 2

Результаты проверки нитрогеназной активности свежесобранных образцов лишайников из разных местообитаний

Вид лишайника и место сбора	Нитрогеназная активность	Вид лишайника и место сбора	Нитрогеназная активность
Nephroma arcticum		*Peltigera leucophlebia*	
тундра	−	березовое криволесье	+
»	−	мохово-кустарничковая тундра	+
Peltigera aphthosa		то же	+
елово-березовое редколесье	+		
то же	+	*P. scabrosa*	
» »	+	ельник	+
тундра	+	елово-березовое редколесье	+
		березовое криволесье	+
P. canina		то же	+
ельник	+	кустарничковая тундра	+
елово-березовое редколесье	−	то же	+
кустарничковая тундра	+	» »	+
то же	−		
» »	+		

фиксации молекулярного азота и ее относительную величину. Измеренную таким методом азотфиксирующую активность лишайников мы называем потенциальной, потому что при определении приходится отрывать объект от субстрата и инкубировать при стандартных, отличающихся от природных, гидротермических условиях и освещенности.

Если при переходе от восстановленного этилена к фиксированному азоту использовать теоретически вычисленный коэффициент (1/3), то при длительности вегетационного периода, равной 90 дням, азотфиксация у *S. crocea* составила около 21 мг азота/см^2 за вегетационный период, что сравнимо с активностью бактероидов в клубеньках *Trifolium pratense* и *T. montanum*, произрастающих в подзоне северной тайги (24 и 20 мг/см^2 соответственно), и гораздо выше активности *Astragalus subpolaris* и *Oxytropis sordida*, произрастающих в горной тундре (4 и 3 мг/см^2 соответственно). За единицу азотфиксирующей поверхности при расчетах у лишайника мы брали 1 см^2 таллома, у бобовых растений — 1 см^2 поверхности почвы, в которой распространена корневая система растения.

ТАБЛИЦА 3

Динамика нитрогеназной активности образцов *Solorina crocea*, собранных в экосистемах горно-тундрового пояса, нмоли C_2H_4/см^2 в сутки

Дата сбора	1993 г.	1994 г.
21 VI	–	4.2±0.9
27 VI	–	33.9±4.8
5 VII	–	5.7±4.9
12 VII	9.7±0.6	10.6±3.2
19 VII	35.3±4.1	10.0±1.3
26 VII	3.8±0.8	1.7±0.6
2 VIII	9.1±3.7	2.1±0.5
9 VIII	44.9±11.6	17.6±3.1
17 VIII	53.9±7.5	–
23 VIII	11.0±1.8	132.2±10.1
30 VIII	18.5±3.1	31.6±5.0
7 IX	31.2±5.8	–
Средняя	24.2±4.3	25.0±3.4

Примечание. «–» — анализы не проводились.

Таким образом, установлена значительная потенциальная способность к азотфиксации у синезеленых водорослей *Solorina crocea*.

Выводы

1. Предложена модификация ацетиленового метода для определения потенциальной способности лишайников к азотфиксирующей активности. Поскольку азотфиксирующая активность гербарных образцов лишайников сохраняется не более 1—3 лет, для выявления наличия или отсутствия этого признака лучше пользоваться свежесобранными образцами.
2. Азотфиксирующая активность у *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia*, *P. scabrosa* проявляется постоянно, независимо от времени и места отбора образцов, и, предположительно, свойственна этим видам. У *P. canina* способность к азотфиксации проявляется не всегда, т. е. не является таксоноспецифическим признаком.
3. Потенциальная способность к азотфиксации у *Solorina crocea* намного выше в сравнении с активностью протекания этого процесса у произрастающих в тундре бобовых растений. По-видимому, в вегетационные периоды с благоприятными гидротермическими условиями в тундровых экосистемах азотфиксирующие лишайники могут играть существенную роль в вовлечении молекулярного азота в биологический круговорот веществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гецен М. В., Костяев В. Я. Интенсивность фиксации молекулярного азота в водоемах и почвах Большеземельской тундры // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1985. № 1. С. 117—122.

Егоров В. И., Калининская Т. А., Миллер Ю. М. Несимбиотическая фиксация азота в подзолистых почвах Кольского полуострова // Микробиология. 1978. Т. 57. Вып. 5. С. 854—859.

Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Л., 1974. 283 с.
Сэги Й. Методы почвенной микробиологии. М., 1983. 296 с.
Штина Э. А., Ройзин М. Б. Водоросли подзолистых почв Хибин // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 4. С. 66—71.

Полярно-альпийский
ботанический сад-институт
Кировск Мурманской обл.

Получено 3 VI 1997

SUMMARY

The potential nitrogen fixing activity of herbarium and fresh specimens of lichens was studied. It is shown that the herbarium specimens remain viable for one or three years. The nitrogen fixing activity of *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia* and *P. scabrosa* is species specific, but that of *P. canina* is not. Dynamics of potential nitrogen fixing activity of *Solorina crocea* was studied. This shows considerable nitrogen fixing activity during growing season.

УДК 581.3:582.663

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 1

© Г. Б. Салахова, И. А. Чернов

СРАВНИТЕЛЬНО-ЭМБРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *AMARANTHUS* (*AMARANTHACEAE*), ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В ТАТАРСТАНЕ

G. B. SALAKHOVA, I. A. TCHERNOV. COMPARATIVE-EMBRYOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SOME SPECIES OF *AMARANTHUS* (*AMARANTHACEAE*) INTRODUCED IN TATARSTAN

При сравнительно-эмбриологическом исследовании 3 видов амаранта, интродуцированных в Республике Татарстан, установлено, что эмбриологические процессы у них протекают в основном одинаково, однако выявлены некоторые отличия эмбриологических признаков. Наряду с нормальным развитием 3-клеточной пыльцы очень часто наблюдается дегенерация пыльцы, причем у *Amaranthus mantegazzianus* пыльники, полностью заполненные дегенерирующей пыльцой, встречаются чаще, чем у *A. cruentus* и *A. caudatus*.

Ключевые слова: *Amaranthus*, эмбриология, пыльца.

Сем. *Amaranthaceae* относится к классу двудольных, порядку гвоздичных, включает 65 родов, около 900 видов (Тахтаджян, 1966). Из них наиболее распространен и известен род *Amaranthus* L. В странах Южной и Центральной Америки, Индии, Восточной Африки и в некоторых других многие виды амаранта используются как овощные, кормовые и лекарственные культуры. У нас в стране за последние 10 лет амарант стал одним из наиболее интенсивно изучаемых растений, так как по содержанию и качеству легко усваивающегося белка, крахмала, витаминов и других физиологически активных веществ он превосходит традиционные сельскохозяйственные культуры (Чернов, 1992); в белке амаранта в 3 раза больше лизина, чем в белке кукурузы (Saunders, Becker, 1984).

Эмбриология этого семейства до настоящего времени изучена недостаточно. K. Schnarf (1931) обобщил эмбриологическую литературу, относящуюся к сем. *Amaranthaceae*, вышедшую до 1931 г. Далее эмбриологические исследования по сем. *Amaranthaceae* были дополнены работами E. Woodcock (1931), S. Naithani (1933), L. Kajale (1940), A. Joshi и L. Kajale (1937), R. Souèges (1937) и другими. В сводках G. Davis (1966), В. А. Поддубной-Арнольди (1982), Г. И. Савиной (1983) даны более обширные сведения по эмбриологии сем. *Amaranthaceae*, однако из рода *Amaranthus* изучено всего 5 видов. Нами (Салахова и др., 1990, 1992, 1994, 1995; Salakhova, Tchernov, 1992; Салахова, Чернов, 1996) впервые исследована эмбриология *Amaranthus cruentus* L., *A. mantegazzianus* Passer., *A. caudatus* L.

Цель данной работы — сравнительное изучение особенностей развития эмбриологических структур у названных видов в связи с их интродукцией в Татарстане.

Материал и методика

A. cruentus, *A. mantegazzianus*, *A. caudatus* — однолетние, раздельнополые, однодомные растения. У амаранта багряного *A. cruentus* стебель прямой, ветвящийся, красноватый, бороздчатый, до 2 м выс. Листья длинночерешковые, продолговато-эллиптические. Соцветие — сложная метелка пурпурно-красноватого цвета, ее ветви колосовидные. Цветки мелкие с простым околоцветником. В метельчатом соцветии цветки собраны в клубочки. Один мужской цветок сидит в центре, вокруг него располагаются 6 и более женских цветков. У амаранта хвостатого *A. caudatus* стебель красноватый, 100—150 см выс., бороздчатый, слабо ветвящийся. Соцветие колосовидное, повислое (свисающее), светло-пурпурного цвета, цветки также собраны в клубочки. У амаранта Мантегацца *A. mantegazzianus* стебель сильно ветвящийся, прямой, бороздчатый, более 2 м выс. Соцветие — сложная метелка желто-зеленого цвета. В метельчатом соцветии цветки собраны в клубочки, из-за шаровидной формы цветочных клубочков ветви метелки заканчиваются закругленно. Цветочные клубочки сверху сближенные, верхушечный колос не выделяется. Цветки мелкие, сближенные, с 3 прицветниками, последние в 1.5—2 раза меньше околоцветника.

Виды рода *Amaranthus* имеют корень стержневого типа, при этом боковые корни располагаются поверхностно.

Материал для исследования собран на экспериментальном участке Ботанического сада Казанского университета (Высокогорский р-н, Татарстан) в 1989—1995 гг. Для эмбриологических исследований на разных стадиях развития бутоны, цветки и плоды фиксировали в смеси Чемберлена. Материал обрабатывали по общепринятой цито-эмбриологической методике. Срезы 10—20 мкм толщ. окрашивали гематоксилином по Деляфильду реактивом Шиффа с подкраской цитоплазмы лихтгрюном. Препараты просматривали под микроскопом МБИ-3, зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-7.

Результаты исследования

Формирование мужских генеративных структур у *A. cruentus*, *A. mantegazzianus*, *A. caudatus* происходит идентично. Мужские цветки состоят из 5 тычинок и 5 ланцетовидных листочков околоцветника. На поперечном срезе пыльник имеет 4-лопастную форму. В каждой лопасти под эпидермисом располагаются клетки археспория. Они делятся периклинально и дают наружу париетальные клетки, а внутрь — спорогенные. Стенка гнезда пыльника, за исключением эпидермиса, образуется из париетального слоя. Ее формирование происходит у всех 3 видов одинаково, как и у других представителей сем. *Amaranthaceae*, центростремительно, по типу Umbelliferae (Батыгина и др., 1963) или однодольных (Davis, 1966). У этих видов стенка пыльника состоит из 4 слоев: эпидермиса, эндотеция, среднего слоя и тапетума. Во время мейоза и развития гаметофита все слои пыльника претерпевают значительные изменения или дегенерируют полностью. Клетки эндотеция имеют фиброзные утолщения. Средний слой рано дегенерирует. Тапетум клеточный, секреторный, 1-слойный, с 2-ядерными клетками. Спорогенная ткань является производной археспория. Деление спорогенных клеток продолжается до окончательного формирования стенки пыльника, далее их ядра впадают в покой, и с этого момента спорогенные клетки становятся микроспороцитами. Микроспороциты после периода покоя приступают к мейозу. В результате двух делений мейоза материнская клетка делится сразу на 4 клетки, образуя тетраду микроспор. Образование тетрад микроспор происходит по симультанному типу (Салахова и др., 1994, 1995). Микроспоры в тетрадах располагаются тетраэдрически, иногда как бы изобилатерально. После разобщения из тетрад микроспоры приобретают округлую форму. Сначала у микроспор ядро располагается в центре, затем образуется вакуоль и ядро смещается к оболочке, где и делится. Образуются вегетативная и генеративная клетки. Генеративная клетка перемещается внутрь протопласта вегетативной клетки и делится, образуя два спермия. Таким образом, зрелая пыльца 3-клеточная.

Далее в цитоплазме формируется большое число крахмальных зерен. Оба спермия располагаются около вегетативного ядра. 3-клеточная пыльца многопоровая. В некоторых бутонах или отдельных пыльниках бутона наряду с нормальным развитием 3-клеточной пыльцы очень часто наблюдается дегенерация пыльцы на 1-ядерной, в большинстве случаев на 2-клеточной стадии. Встречаются случаи, когда в пыльниках стерильная пыльца составляет 90—95 %. Если же во всех пыльниках развивается нормально 3-клеточная пыльца, тогда стерильная пыльца в них составляет не более 1—2 %.

Дегенерация пыльцы нами отмечена у *A. cruentus* (Salakhova, Tchernov, 1992), *A. mantegazzianus* (Салахова и др., 1994) и у впервые изученного *A. caudatus*. Причем у *A. mantegazzianus* пыльники, полностью заполненные дегенерирующей пыльцой, встречаются намного чаще, чем у *A. cruentus*. *A. mantegazzianus* цветет позже, чем *A. cruentus* и *A. caudatus*, и, вероятно, климатические условия отрицательно влияют на формирование его мужских генеративных структур.

Завязь у изученных видов одногнездная. В ней содержится одна крассинуцеллятная семяпочка, согласно классификации М. И. Савченко (1973), кампилотропная. Нашими исследованиями подтверждаются данные E. Woodcock (1931), впервые описавшего семяпочку у *A. caudatus*.

Нуцеллус семяпочки окружен 2 интегументами. Микропиле образуется только внутренним интегументом. По литературным данным, для сем. *Amaranthaceae* характерно наличие одной или более археспориальных клеток (Поддубная-Арнольди, 1982). По нашим данным, у этих видов образуется одна археспориальная клетка. Последняя делится периклинально, образуя 2 клетки: одна из них париетальная, вторая — спорогенная. В дальнейшем первая делится, образуя париетальную ткань, а вторая становится материнской клеткой мегаспор. Мегаспороцит перед делением разрастается, первое деление мейоза завершается образованием диады клеток. Далее халазальная клетка делится еще раз, а микропилярная не делится, в результате образуются только 3 клетки. В отличие от *A. cruentus* и *A. caudatus* у *A. mantegazzianus* нередко встречаются случаи, где микропилярная клетка диады тоже делится, при этом образуются 4 мегаспоры. Халазальная мегаспора увеличивается, при росте она сдавливает остальные мегаспоры и, по-видимому, поглощает их содержимое.

Зародышевый мешок у изученных видов возникает из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу (Романов, 1971). Халазальная мегаспора быстро растет и перед делением значительно увеличивается в размерах. После первого деления ядра образуется 2-ядерный ценоцит. Сестринские ядра отходят друг от друга, между ними располагается большая вакуоль, а у каждого полюса в цитоплазме — ядра. После второго митотического деления ядер зародышевого мешка образуется 4-ядерный зародышевый мешок. Через некоторое время его ядра снова делятся. На каждом полюсе располагаются по 4 ядра и происходит формирование перегородок между ними, таким образом формируется 8-ядерный 7-клеточный зародышевый мешок. Полярные ядра рано сливаются, образуя вторичное ядро центральной клетки зародышевого мешка. Зрелый зародышевый мешок состоит из яйцевого аппарата, центральной клетки и 3 антиподальных клеток. Во время созревания зародышевого мешка происходит увеличение семяпочки и объема зародышевого мешка. Яйцеклетка имеет крупное ядро, расположенное в апикальной части, и большую вакуоль, находящуюся в базальной части. Яйцеклетка грушевидной формы располагается под синергидами, несколько выступая при этом над их апикальной частью. Синергиды в верхней части имеют крючкообразные выросты и большую вакуоль, которая расположена в апикальной части, а в базальной части — ядро. Синергиды дегенерируют после оплодотворения. Расположение клеток антипод Т-образное, они содержат густозернистую цитоплазму и ядро. Антиподы обычно рано дегенерируют, но у *A. cruentus* отмечены случаи, когда клетки антипод разрастаются, имеют густую цитоплазму и приобретают форму яйцевого аппарата. У *A. mantegazzianus* иногда в одной семяпочке развиваются 2 зародышевых мешка. Это результат развития 2 мегаспор одной тетрады, так как у *A. mantegazzianus* развивается только одна археспориальная клетка.

3-клеточные пыльцевые зерна, попав на рыльце пестика, вскоре начинают прорастать. Пыльцевые трубки, достигнув завязи, направляются в микропиле. Пройдя узкое микропиле, они доходят до синергид. Терминальный конец синергиды разрушается, и спермии с содержимым пыльцевой трубки попадают в щель — пространство между яйцевым аппаратом и центральной клеткой, откуда проникают сначала в центральное ядро, а затем в ядро яйцеклетки. После контакта спермиев плотный клубок хроматина спермиев начинает раскручиваться, хроматин погружается во вторичное ядро центральной клетки и сильно деспирализуется. Спермии заканчивают свой митотический цикл и переходят в состояние покоя, образуя ядрышко. После оплодотворения вторичное ядро отходит от яйцевого аппарата в центр клетки, увеличивается и вступает в профазу. Образование ядрышка спермия в ядре яйцеклетки наблюдается значительно позже. Однако у *A. cruentus* ядро спермия иногда сливается с ядром яйцеклетки раньше, чем с вторичным ядром (Салахова и др., 1995). Иногда ядра спермиев сливаются одновременно с тем и другим ядром. Оплодотворение происходит по премитотическому типу. После оплодотворения в зародышевый мешок через вторую синергиду нередко проникают дополнительные пыльцевые трубки со спермиями. Это явление нами наблюдалось у всех 3 видов. Однако слияние спермиев дополнительной пыльцевой трубки с центральной клеткой или яйцеклеткой нами не наблюдалось.

В литературе указывается (Савина, 1983), что ядро вегетативной клетки не входит в зародышевый мешок, а дегенерирует в пыльцевом зерне. Однако мы неоднократно наблюдали его вхождение в зародышевый мешок. При проращивании пыльцы in vitro обнаружено движение ядра вегетативной клетки в пыльцевой трубке.

Первичное ядро эндосперма — продукт слияния вторичного ядра центральной клетки со спермием. После оплодотворения оно перемещается в сторону халазального конца и приступает к делению. На стадии 2-клеточного зародыша эндосперм имеет 8, а иногда 16 ядер. Ко времени образования глобулярного зародыша большое количество ядер эндосперма располагается в микропилярной части зародышевого мешка, окружая зародыш. Во время ядерной стадии развития эндосперма все деления идут синхронно. Клеткообразование начинается в эндосперме названных видов амарантов на стадии сердечковидного зародыша и завершается во время дифференциации семядолей. По мере развития зародыша эндосперм почти полностью поглощается растущим зародышем, и ко времени созревания семени от него остается лишь несколько клеточных слоев вокруг концов семядолей и корня.

Первое деление ядра зиготы сопровождается заложением поперечной перегородки, в результате образуются 2 клетки: меньшая — апикальная и бóльшая — базальная. Развитие зародыша у *A. mantegazzianus* и *A. caudatus* проходит, как и у *A. cruentus* (Салахова и др., 1992), по Chenopodiad-типу, так как обе клетки участвуют в образовании основных частей зародыша. В зрелом семени зародыш имеет подковообразную форму, располагается по периферии и почти кольцом окружает перисперм.

Заключение

Проведенное исследование эмбриональных структур у *Amaranthus cruentus*, *A. caudatus*, *A. mantegazzianus* показало, что эмбриологические процессы протекают в основном одинаково. Однако выявлены некоторые отличия эмбриологических признаков у этих видов. Например, у *A. mantegazzianus* нередко образуются 4 мегаспоры. а у *A. cruentus* и *A. caudatus* — всегда только 3 мегаспоры. У *A. cruentus* иногда клетки антипод разрастаются и приобретают форму яйцевого аппарата. У *A. mantegazzianus* в одной семяпочке наблюдалось развитие 2 зародышевых мешков. Оплодотворение происходит по премитотическому типу. У вышеназванных видов амаранта эндосперм нуклеарный. Клеткообразование начинается на стадии сердечковидного зародыша. Зародыш развивается по Chenopodiad-типу. В связи с растянутой продолжительностью вегетативной фазы и фазы бутонизации формирование семени у *A. mantegazzianus* приходится на время, неблагоприятное по климатическим условиям. Поэтому в Татарстане *A. mantegazzianus* образует небольшое количество полноценных семян, а *A. cruentus* и *A. caudatus* дают хороший урожай жизнеспособных семян.

Условия Татарстана являются благоприятными для возделывания *A. cruentus* и *A. caudatus* и получения как семян, так и зеленой массы, а *A. mantegazzianus* — только лишь зеленой массы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б., Терехин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С. Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae* // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 8. С. 1108—1120.

Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982. 350 с.

Романов И. Д. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. Киев, 1971. С. 72—113.

Савина Г. И. Семейство *Amaranthaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых (*Phytolacaceae—Thymelaeaceae*). Л., 1983. С. 47—49.

Савченко М. И. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л., 1973. 104 с.

Салахова Г. Б., Чернов И. А., Иванова О. Г. Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита у *Amaranthus cruentus* (*Amaranthaceae*) // Тез. докл. Всесоюз. симп. Сыктывкар, 1990. С. 166—167.

Салахова Г. Б., Иванова О. Г., Чернов И. А. Развитие зародыша, эндосперма и семенной кожуры у *Amaranthus cruentus* (*Amaranthaceae*) в условиях интродукции // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 31—36.

Салахова Г. Б., Чернов И. А., Иванова О. Г. Эмбриология и антэкология *Amaranthus mantegazzianus* (*Amaranthaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 10. С. 36—45.

Салахова Г. Б., Иванова О. Г., Чернов И. А. К эмбриологии *Amaranthus cruentus* (*Amaranthaceae*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 31—38.

Салахова Г. Б., Чернов И. А. К эмбриологии *Amaranthus caudatus* (*Amaranthaceae*) // Тр. I Всерос. конф. по ботаническому ресурсоведению. СПб., 1996. С. 184—185.

Тахтаджян А. Л. Систематика и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 608 с.

Чернов И. А. Амарант — физиолого-биохимические основы интродукции. Казань, 1992. 80 с.

Davis G. L. Systematic embryology of the angiosperms. New York; London; Sydney, 1966. 528 p.

Joshi A. C., Kajale L. B. Fertilization and seed development in *Amaranthaceae* // Proc. Indian Acad. Sci. B. 1937. Vol. 5. N 3. P. 91—100.

Kajale L. B. A contribution to the embryology of the *Amaranthaceae* // Proc. Nat. Inst. Sci. India. 1940. Vol. 6. P. 577—625.

Naithani S. P. A contribution to the morphology of *Digera arvensis* // Bul. Acad. Sci. U. P. India. 1933. Vol. 3. N 2. P. 119—128.

Salakhova G. B., Tchernov I. A. Microsporogenesis and the development of male gametophyte in *Amaranthus cruentus* (*Amaranthaceae*) // XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction». St. Petersburg, 1992. P. 475—477.

Saunders R. M., Becker K. Amaranthus: a potential food, and feed resource // Adv. Cereal Sci. and Technol. St. pal. Minn. 1984. Vol. 6. P. 357—406.

Schnarf K. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1931. 354 S.

Souèges R. Embryogénie des Amaranthacées. Développement de l'embryon chez l'*Amaranthus retroflexus* L. // C. R. Acad. Sci. (Paris). 1937. T. 204. P. 892—894.

Woodcock E. F. Seed development in *Amaranthus caudatus* L. // Papers Mich. Acad. Sci. Arts and lett. 1931. Vol. 15. P. 173—178.

Ботанический сад
Казанского государственного
университета

Получено 7 VII 1997

SUMMARY

The comparative embryology of *Amaranthus cruentus*, *A. caudatus* and *A. mantegazzianus* introduced in Tatarstan Republic has been studied. On the whole, embryological processes in these three species proceed equally, however some embryological characters are different. Four megaspores are frequently formed in *A. mantegazzianus* while *A. cruentus* and *A. caudatus* always produce three megaspores. In *A. cruentus* antipodes may expand and become similar to the egg apparatus. In *A. mantegazzianus* two embryo sacs may develop in one ovule. Pollen degeneration during development is very frequent (especially in *A. mantegazzianus*). Fertilization is premitotic. Endosperm is nuclear. The embryo develops according to the Chenopodiad type.

УДК 581.526.523 : 582.661(477.75)

Бот журн., 1999 г., т. 84, № 1

© **А. И. Репецкая**

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ ОДНОЛЕТНИХ ВИДОВ *CHENOPODIACEAE* В ГАЛОФИТНЫХ СООБЩЕСТВАХ КРЫМА

A. I. REPETSKAJA. SOME ASPECTS OF THE POPULATION BIOLOGY OF ANNUALS FROM THE *CHENOPODIACEAE* IN HALOPHYTIC COMMUNITIES OF THE CRIMEA

Изучены жизненный цикл и структура ценопопуляций однолетников из сем. *Chenopodiaceae*, которые входят в состав доминантов галофитной растительности. Растения вегетируют с июля по октябрь. Интенсивность ростовых процессов неравномерна в течение онтогенеза и связана с прохождением фенологических фаз. Выявлено наличие двух волн появления всходов у *Suaeda prostrata* и *S. confusa*; остальные виды характеризуются одним пиком численности особей в начале сезона. Изучаемые растения являются однолетниками, относятся к эксплерентам или R-стратегам и занимают экстремальные местообитания, что характерно для S-экотопических патиентов. Проведена ординация видов в пространстве факторов, характеризующих эколого-ценотическую стратегию (относительная скорость роста и банк семян, производимый популяцией за сезон).

Ключевые слова: ценопопуляция, однолетники, *Chenopodiaceae*, Крым.

Одним из направлений ботанических исследований, интенсивно разрабатываемых в последнее время, является популяционная биология растений. Это неудивительно, так как по образному выражению К. М. Завадского (1968) виды живут популяциями и, следовательно, познание видов возможно лишь в конкретных популяциях. С другой стороны, популяция является одной из основных биоценотических единиц, и поэтому исследование биоценозов и фитоценозов невозможно без познания структуры и динамики ценотических популяций (Злобин, 1989).

В Советском Союзе ценопопуляционные исследования развивались довольно активно. В первую очередь необходимо отметить труды Т. А. Работнова (1950, 1975) и школы А. А. Уранова, выпустившей ряд монографий (Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Однако, как отмечает М. В. Марков (1990), большинство работ посвящено многолетним растениям, при этом остаются в тени однолетники и другие короткоживущие монокарпики. Вместе с тем малолетники — очень интересная биологическая группа по многим причинам: во-первых, это наиболее эволюционно продвинутая жизненная форма, замыкающая редукционные ряды жизненных форм во многих семействах; к сожалению, она не получила должной разработки в большинстве классификаций жизненных форм. Во-вторых, малолетники обладают целым набором стратегий жизни и приспособлены к разнообразным экологическим и ценотическим условиям. Реакция малолетников на изменение экологического и ценотического режимов зачастую противоположна реакции многолетних растений, что нашло отражение, например, в правиле В. Н. Сукачева (1941). Однако вопрос реагирования малолетников на изменение условий произрастания еще недостаточно изучен (Агаев, 1980).

Большая часть работ, посвященных однолетникам, касается культурных или сорных растений (Харпер, 1964; Агаев, 1980; Марков, 1990). Ценопопуляционных исследований однолетних растений в естественных сообществах явно недостаточно. Особый интерес, на наш взгляд, представляют виды экстремальных местообитаний, приспособленные к крайне неблагоприятным условиям существования, например к недостатку влаги и избыточному содержанию солей в почве.

Галофитные сообщества занимают в Крыму большие площади, причем их территория увеличивается в результате вторичного засоления земель под влиянием вод Северо-Крымского канала (это проблема многих аридных регионов).

Цель исследования — изучение жизненного цикла и структуры ценопопуляций 8 видов галофитных однолетников из сем. *Chenopodiaceae*, которое было выбрано как наиболее представленное в составе галофитной растительности (Білик, 1963).

Материал и методика

Изучали следующие виды: *Suaeda prostrata* Pall., *S. confusa* Iljin, *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers., *B. hirsuta* (L.) Aschers., *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv., *P. brachiata* (Pall.) Bunge, *Atriplex tatarica* L., *Salicornia europaea* L.

Исследования проводили в ассоциациях Salicornietum bassiosum (hirsuti), Petrosimonietum suaedosum (confusii), Suaedetum (prostratii) purum, Petrosimonietum atriplexosum на побережье Сиваша в Северном Крыму и в асс. Salicornietum purum на берегу соленого озера Сасык в Западном Крыму.

Популяционные исследования проводили на площадках 50 × 50 см; в связи с высокой плотностью популяций эти площадки были поделены на более мелкие (5 × 5 см), в которых можно было более тщательно подсчитать число особей; затем осуществляли пересчет на 1 м^2. Исключение составила популяция *Bassia hirsuta*, где численность особей была невысока и квадраты имели размер 25 × 25 см.

Из каждой популяции отбирали по 50 особей случайным методом, определяли их фенологическое состояние, измеряли высоту, подсчитывали число семян, затем высушивали растения до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Отбор материала проводили каждые две недели в течение периода вегетации изучаемых видов: с июля по октябрь 1996 г. Общий объем выборки для каждого вида составил около 400 особей.

Все виды начали вегетацию в начале июля, за исключением *Petrosimonia brachiata*, всходы которой появились на две недели позже. Фаза вегетативного роста заняла от 2 до 6 недель (рис. 1) у большинства видов. Бутонизация прошла за 2—4 недели, то же можно сказать о сроках цветения. Период от появления первого бутона до отцветания последнего цветка составил 4—6 недель, что нельзя считать быстрым и синхронным для однолетних растений, находящихся к тому же в экстремальных условиях существования. На длительность периода бутонизации—цветения у исследованных однолетников повлияли разные причины. Так, у *Atriplex tatarica* вначале цветут мужские, а затем женские цветки, что объясняет растянутость этой фазы до 4 недель.

Период формирования семян длится от 1 (*Bassia hirsuta*) до 8 (*Suaeda confusa*) недель. Проследить весь жизненный цикл *Bassia hirsuta* оказалось невозможно, так как растения погибли в начале стадии плодоношения в результате затопления водами

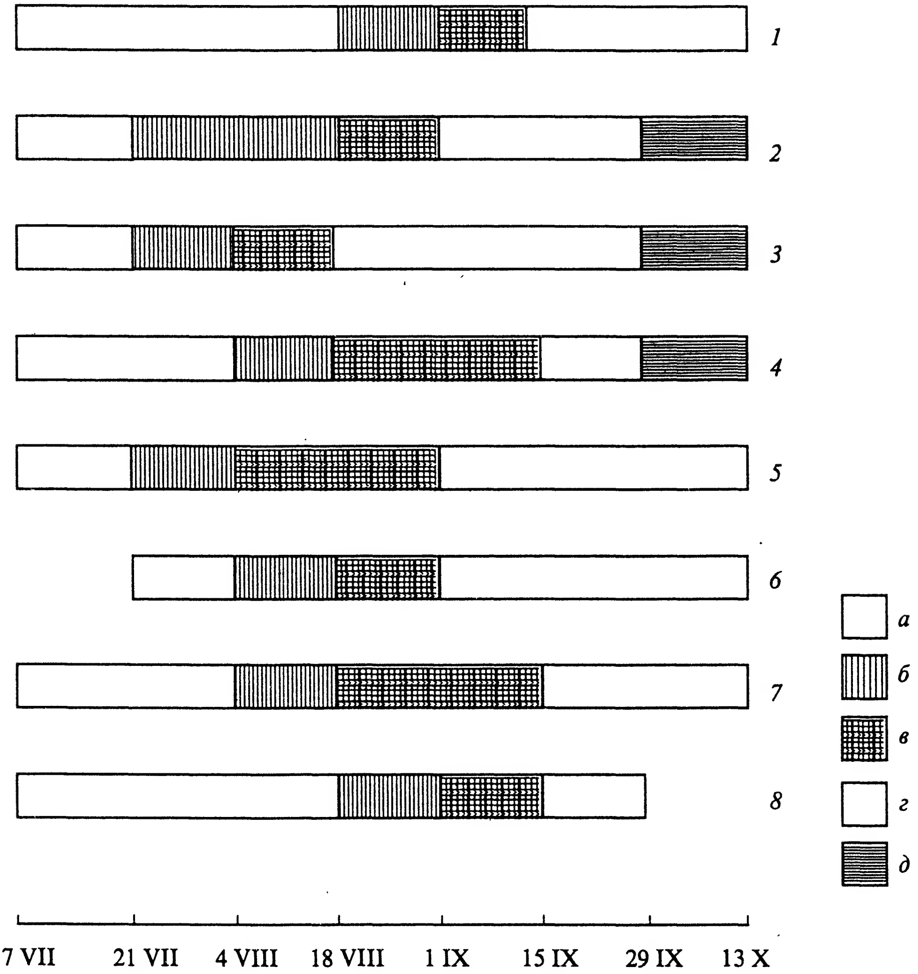


Рис. 1. Фенологический спектр однолетников в галофитных сообществах Крыма.

1 — Salicornia europaea, 2 — Suaeda prostrata, 3 — S. confusa, 4 — Atriplex tatarica, 5 — Petrosimonia oppositifolia, 6 — P. brachiata, 7 — Bassia sedoides, 8 — B. hirsuta. Фенофазы: *а* — вегетативная фаза, *б* — бутонизация, *в* — цветение, *г* — формирование семян, *д* — осыпание семян. На горизонтальной оси — календарные даты.

Сиваша территории, занимаемой популяцией этого вида. Прорастание семян в популяциях видов рода *Suaeda* происходит в 2 этапа (рис. 2): первый приходится на первые две декады июля, после чего начинается самоизреживание; второй — с начала до середины августа у *S. prostrata* и с середины до конца августа у *S. confusa*. Появившиеся во вторую волну всходы почти сразу приступают к репродукции, резко сокращая вегетативную фазу, т. е. имеет место процесс неотенизации. Динамика плотности популяций остальных видов характеризуется одним пиком численности особей, однако у разных видов он приурочен к разным срокам вегетативного сезона. У *Bassia hirsuta, B. sedoides* и *Salicornia europaea* приток новых особей заканчивается в начале августа, после чего растения *Bassia sedoides* сразу вступают в фазу бутонизации; у *B. hirsuta, Salicornia europaea* и *Atriplex tatarica* вегетативный рост продолжается 2 недели после окончания прорастания семян. Популяции видов рода *Petrosimonia* отличаются друг от друга как по динамике численности, так и по темпам развития особей (рис. 3). Всходы *P. brachiata* появляются в течение 2 недель, затем все растения более или менее синхронно вступают в генеративный период. В популяции *P. oppositifolia* прорастание семян идет до середины сентября (рис. 3).

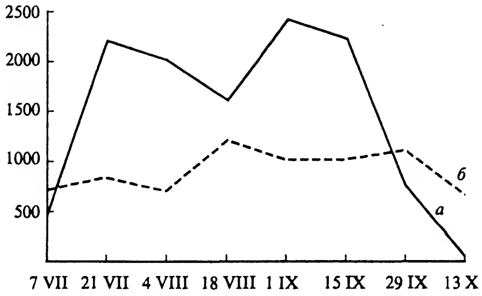


Рис. 2. Динамика плотности популяции *Suaeda confusa* (*а*) и *S. prostrata* (*б*).

По оси абсцисс — календарные даты; по оси ординат — плотность популяции, число особей/м².

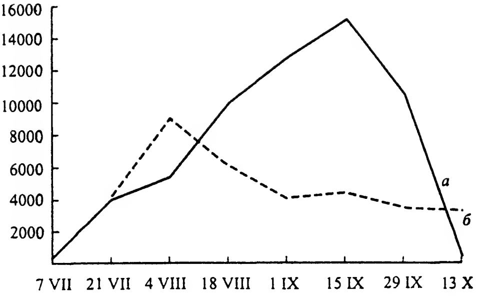


Рис. 3. Динамика плотности популяции *Petrosimonia oppositifolia* (*а*) и *P. brachiata* (*б*).

Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Так же, как и у *Suaeda confusa*, имеет место быстрый переход растений к репродукции. Так как преобладающей фазой в начале сентября является формирование семян, именно она и отмечена на феноспектре, но длительное пополнение популяции новыми особями нашло отражение в растянутости фазы цветения.

Таким образом, виды одного семейства, одного рода, одной жизненной формы в одинаковых экологических условиях имеют различные темпы и тактики прохождения онтогенеза.

Кроме темпов прохождения фенофаз особенности развития растений отражает динамика ростовых процессов. Обычно при характеристике нарастания биомассы организмов используется экспоненциальный тип зависимости, с помощью которого можно рассчитать относительную скорость роста (relative growth rate — RGR). Рост растительных организмов неравномерен в течение онтогенеза. У большинства изученных нами видов скорость роста меняется в связи с прохождением фенологических фаз: интенсивное накопление биомассы в вегетативную, приостановка роста с переходом к бутонизации и цветению, новое усиление прироста по массе во время формирования семян (табл. 1). При переходе к репродукции у растений отмечается перераспределение пластических веществ из вегетативных органов в формирующиеся цветки и плоды (Марков, 1990), с этим, на наш взгляд, связано почти полное отсутствие прироста биомассы во время цветения, несмотря на образование генеративных органов (табл. 1). У двух видов — *Bassia hirsuta* и *Petrosimonia oppositifolia* — выделяются лишь два периода, отличающиеся по скорости роста. На нормаль-

ТАБЛИЦА 1

Относительная скорость роста (RGR, г/г·день) биомассы особи в различные фенологические фазы

Вид	Фенологические фазы			Онтогенез в целом
	вегетативная	бутонизация, цветение	формирование семян	
Suaeda prostrata	0.0254	−0.0002	0.0133	0.0073
S. confusa	0.0510	0.0002	0.0233	0.0130
Petrosimonia brachiata	0.0159	0.0044	0.0122	0.0103
Bassia sedoides	0.0178	0.0001	0.0273	0.0143
Atriplex tatarica	0.0059	−0.0012	0.0126	0.0037
Salicornia europaea	0.0335	0.0008	0.0271	0.0186
Petrosimonia oppositifolia	0.0233		0.0352	0.0280
Bassia hirsuta	0.0417		0.0004	0.0120

ный ход онтогенеза первого вида повлияло затопление водами Сиваша площади, занимаемой популяцией. У второго отсутствие связи между фенологическими фазами и интенсивностью роста, по-видимому, объясняется недостатком методики: применяли средние для популяции показатели массы, а они уменьшились к концу сезона в результате длительного поступления в популяцию мелких растений, что не отражает картину роста одного растения.

Таким образом, рост особей изучаемых видов неравномерен в течение онтогенеза и связан с прохождением определенных фенологических фаз.

Изучение жизненного цикла видов невозможно без характеристики их репродуктивной биологии. Как видно из табл. 2, наибольшее количество семян образуют растения *Suaeda confusa* и *Bassia hirsuta*. У *B. hirsuta* это достигается за счет больших размеров особи, в то время как *Suaeda confusa*, образуя клубочки из 4—7 цветков в пазухах листьев, выступает в роли более интенсивного производителя семян. Однако для популяции большее значение имеет не семенная продуктивность отдельной особи, а продуктивность всей популяции — фактор, обусловливающий ее будущее. Особенно это важно для однолетников, лишенных вегетативного возобновления. Мы рассчитали среднюю плотность семян, производимых популяцией каждого вида за сезон (табл. 2). Наибольший банк семян за сезон произвели три вида: *Suaeda confusa, S. prostrata* и *Petrosimonia oppositifolia*. Если первые два вида достигли этого за счет довольно высокой продукции семян каждым растением, то *P. oppositifolia* — за счет повышения численности особей при уменьшении их размера. К сожалению, не удалось определить семенной банк *Bassia hirsuta*, так как часть особей отмерла в результате затопления.

Изученные виды являются, с одной стороны, однолетниками, которые обычно относят к эксплерентам или R-стратегам, с другой — они занимают экстремальные местообитания, что свойственно для S-экотопических патиентов (Миркин, 1983). Поэтому было бы интересно рассмотреть их положение в пространстве основных факторов, определяющих стратегию вида. В качестве таких видов мы использовали относительную скорость роста биомассы (RGR) в вегетативную фазу онтогенеза, характеризующую развитие и

ТАБЛИЦА 2

Некоторые параметры ценопопуляций однолетних видов маревых в галофитных сообществах Крыма

Вид	Плотность растений, шт./м^2	Воздушно-сухая масса особи, г	Масса 50 семян, г	Число семян на 1 особь, шт.	Плотность семян, шт./м^2
Suaeda prostrata	912.0±32.0	0.261±0.010	0.0249±0.0006	157.0±17.5	174584±19139
S. confusa	1456.7±36.0	0.322±0.015	0.0220±0.0003	285.0±41.7	218880±31739
Bassia hirsuta	38.8±3.3	1.17±0.078	0.0214±0.0006	281.0±24.8	—
B. sedoides	596.7±24.0	0.210±0.011	0.0313±0.0021	119.0±15.5	48076±6275
Petrosimonia brachiata	4950.0±236.0	0.181±0.008	0.1310±0.0020	15.0±2.7	49020±8771
P. oppositifolia	7338.0±180.0	0.111±0.005	0.0364±0.0005	15.3±2.1	163217±21901
Atriplex tatarica	2472.5±52.0	0.190±0.007	0.0827±0.0030	43.6±5.1	92780±10980
Salicornia europaea	2360.0±40.0	0.068±0.002	0.0100±0.0003	67.3±10.6	92335±9570

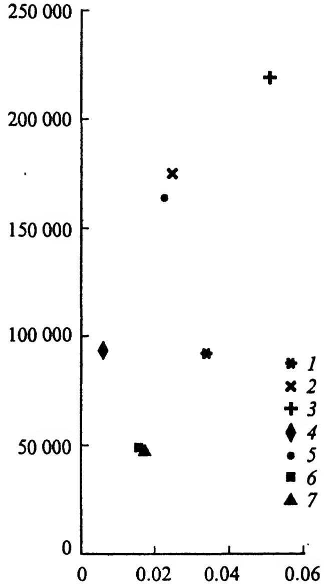


Рис. 4. Ординация видов в пространстве факторов, характеризующих тип эколого-ценотической стратегии.

1—7 — виды (те же, что и на рис. 1). По оси абсцисс — относительная скорость роста (RGR), г/г · день; по оси ординат — банк семян, производимый популяцией за сезон (P_c), шт./м^2.

рост растений, и плотность семян, производимых популяцией за сезон (P_c), т. е. характеристику процесса возобновления.

Данные, полученные при ординации видов, представлены на рис. 4. Наиболее выраженными эксплерентными свойствами обладают *Suaeda confusa* с максимальными RGR и семенным банком, наименее — *Petrosimonia brachiata* и *Bassia sedoides*. Остальные виды заняли промежуточное положение. По вышеизложенным причинам оказалось невозможным расположить в пространстве *Bassia hirsuta*, но судя по средним значениям RGR и невысокой плотности популяции этот вид должен занимать среднее, ближе к патиентам положение. Необходимо отметить, что, говоря о стратегии эксплерентности или патиентности, мы говорим лишь о степени их выраженности, так как однолетники, существующие в экстремальных местообитаниях, безусловно, сочетают свойства обеих эколого-ценотических стратегий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаев М. Г. Популяционно-онтогенетическая двойственность однолетних растений // Докл. АН СССР. 1980. Т. 250. № 6. С. 1508—1512.

Білик Г. І. Рослинність засолених грунтів Украіни, іі розвиток, використання та полипшення. Киев, 1963. 300 с.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., 1968. 404 с.

Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань. 145 с.

Марков М. В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань, 1990. 185 с.

Миркин Б. М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 5. С. 603—613.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. С. 7—204.

Работнов Т. А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5—17.

Сукачев В. Н. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие // Докл. АН СССР. 1941. Т. 30. № 8. С. 752—755.

Харпер Дж. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 11—54.

Ценопопуляции растений. М., 1976. 217 с.

Ценопопуляции растений. М., 1988. 181 с.

Симферопольский
государственный университет
E-mail : rep@ccssu. crimea. ua

Получено 20 VIII 1997

SUMMARY

The life cycle and the structure of populations of the annual species of the *Chenopodiaceae* were investigated. This family dominates the halophytic vegetation. Plants grow from July to October. The intensity of growth was unequal during the ontogeny and it correlated with the phenological phases. The dynamic of the population density was analysed and two waves of seed germination in *Suaeda prostrata* and *S. confusa* were found. Other species have one peak in the frequencies of the first part of the season. The plant individuals have the R-strategies, they dominate in extreme habitats, where S-ecotopic patients very often prevail. The ordination of the species in the space of the factors, characterizing the type of their ecology-coenotic strategy was done. These factors are relative growth rate and the size of bank produced by the population during growth season.

УДК 582 **Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 1**

© Н. Н. Цвелев

О СЕВЕРНЫХ ВИДАХ РОДА *HUPERZIA* (*HUPERZIACEAE*)

N. N. TZVELEV. ON THE NORTHERN SPECIES OF THE GENUS *HUPERZIA* (*HUPERZIACEAE*)

В результате изучения материалов Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) с использованием литературных данных сделан вывод о присутствии в наиболее северных районах западного и восточного полушарий 3 подвидов (или видов меньшего объема) широко распространенного вида *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. s. l. и одного подвида восточно-азиатского вида *H. chinensis* (Christ.) Czer. s. l. Приведена основная синонимика этих подвидов.

Ключевые слова: *Huperzia*, подвид, синонимика, север.

При обработке рода баранец (*Huperzia* Bernh.) для «Панарктической флоры» появилась необходимость согласования данных по таксономии этого рода в Северной Евразии и на севере Северной Америки, которые существенно отличались друг от друга. В Евразии кроме широко распространенного в лесной зоне вида *H. selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. s. str. были известны еще арктический вид *H. arcrica* (Tolm.) Sipl. (Сипливинский, 1973; Харкевич, 1985; Шауло, 1988), или подвид *H. selago* subsp. *arctica* (Tolm.) A. et D. Löve, выделение которого было хорошо обосновано А. И. Толмачевым (1960), а также распространенный преимущественно на гольцах высокогорий *H. petrovii* Sipl. (Сипливинский, 1973; Харкевич, 1985). Отметим, что С. С. Харкевич (1985 : 37), вероятно, по ошибке привел в ключе для определения видов для *H. arctica* признаки *H. petrovii*, а для *H. petrovii* — признаки *H. arctica*. Для юга Камчатки, Сахалина и Курильских о-вов им указан еще восточноазиатский вид *H. chinensis* (Christ.) Czer. (II 1981, Сосуд. раст. СССР : 259; Ching, 1981, Acta Bot. Yunnan. 3 : 304, comb. superfl.). Западноевропейские авторы обычно использовали для высокогорной расы *H. selago* s. l. с прилегающими к стеблям филлоидами названия разных таксономических рангов, базирующиеся на давно описанной разновидности *Lycopodium selago* L. var. *appressum* Desv. Оригинальную точку зрения принял А. П. Хохряков (1985 : 12), указав для Магаданской обл. кроме *H. selago* s. str. еще виды *H. appressa* (Desv.) A. et D. Löve (= *H. arctica* + *H. petrovii*) и *H. laxa* (Desv.) Khokhr., промежуточный между *H. selago* s. str. и *H. appressa*.

Американские авторы долго принимали *H. selago* в широком понимании, иногда различая в его пределах var. *appressa*. Однако во втором томе «Flora of North America north of Mexico» (Wagner, Beitel, 1993) для севера Северной Америки кроме таежного *H. selago* s. str. приводятся еще виды *H. haleakalae* (Brackenr.) Holub — для Аляски и Западной Канады и *H. appalachiana* Beitel et Mickel — для Гренландии и Восточной Канады, а также близкий к *H. chinensis* вид *H. miyoshiana* (Makino) Ching — для южной Аляски и Западной Канады. Для всех видов *Huperzia* приводятся в этой «Флоре» карты ареалов, но, видимо, по ошибке авторов обработки этого рода ни один из видов не указывается для большей части арктической Канады и для северной половины Гренландии, хотя в ранее вышедших работах с точечными ареалами видов

(Porsild, Cody, 1980 : 42; Hulten, Fries, 1986 : map 1) *H. selago* s. l. отмечен во всех этих районах.

Нами был критически просмотрен материал по роду *Huperzia* в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) из северных районов Евразии и Северной Америки, в результате чего мы пришли к выводу о существовании в пределах *H. selago* s. l. трех достаточно выдержанных в отношении морфологических признаков эколого-географических рас, которые могут быть приняты или за виды меньшего объема, или за подвиды одного вида. Между ними имеется небольшое количество «переходных» экземпляров (вероятно, и популяций), возможно, гибридного происхождения, что можно считать основанием для объединения всех трех рас в один вид с тремя подвидами.

Одна из этих рас — типичный *H. selago* s. str., широко распространенный в таежной зоне обоих полушарий, откуда он отчасти проникает как в лесотундру, так и в более южные типы лесов. Это относительно крупное темно-зеленое растение, образующее рыхловатые дерновинки, с сильно отклоненными от стеблей филлоидами и немногими (часто даже отсутствующими) выводковыми почками, образующимися на верхушках ежегодных приростов.

Вторая эколого-географическая раса — в ранге вида *H. appressa* (Desv.) A. et D. Löve распространена в относительных высокогорьях Северо-Восточной Европы, Азии и Северной Америки, а также в гипоарктических районах обоих полушарий и в значительной части Арктики (преимущественно в Европе и на северо-востоке Северной Америки, включая Гренландию). Популяции с высокогорий Средней Европы имеют более толстые побеги и, возможно, образуют самостоятельную расу.

В лесных районах севера Европейской России (Мурманская и Архангельская области, Карелия, республика Коми, север Ленинградской и Новгородской областей) на более или менее открытых местообитаниях — сфагновых болотах и песчаных полянах в борах — встречаются небольшие популяции или клоны *H. selago* s. l., очень сходные по облику с *H. appressa* и также имеющие более компактные дерновинки, более или менее кверху направленные и более широкие по сравнению с длиной зеленые филлоиды и большее количество выводковых почек. Нередко они встречаются в непосредственной близости с особями *H. selago* s. str., что отмечалось еще А. И. Толмачевым (1960), и потому производят впечатление приуроченной к открытым местообитаниям экологической формы этого вида. Однако это предположение нуждается в экспериментальном подтверждении. Ведь многие арктоальпийские и гипоарктоальпийские виды (например, *Phleum alpinum* L., *Poa alpina* L., *Bistorta vivipara* (L.) S. F. Gray, *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. и др.) далеко проникают в лесную зону в качестве позднеледниковых реликтов.

Базионим названия этой расы — *Lycopodium selago* var. *appressa* Desv. — установлен по материалу с о-ва Святого Петра («ins. Sancti Petri») и «Новой земли» («Terra Nova»), что соответствует южной Гренландии и Ньюфаундленду (Löve, Löve, 1961) — районам, в которых по новейшей Североамериканской «флоре» (Wagner, Beitel, 1993) встречается лишь недавно описанный вид *H. appalachiana* Beitel et Mickel. На наш взгляд, этот последний вид следует считать более поздним синонимом *H. appressa*, как и описанный с гор Прибайкалья *H. petrovii* Sipl. (Сипливинский, 1973).

Третья раса, названная А. И. Толмачевым (1960) *Lycopodium selago* subsp. *arctica* Tolm., является наиболее высокоарктической. Она распространена преимущественно в азиатской Арктике, откуда заходит в высокогорные районы к югу от нее (особенно в Якутии). В Европе она известна только со Шпицбергена и Новой Земли (преимущественно переходы к *H. appressa*), а в Северной Америке — из Аляски и арктической Канады, но, по-видимому, встречается также на севере Гренландии, хотя в остальной ее части обычна *H. appressa*. Это еще более мелкое и более компактное растение, нередко имеющее всего несколько сантиметров высоты, с еще более широкими по сравнению с длиной, прижатыми и желтовато-зелеными филлоидами.

а также с очень многочисленными, но тоже расположенными на верхушках сильно укороченных годичных приростов выводковыми почками. Толмачев (1960) считал, что эта раса более обособлена от остального материала по *H. selago* s. l., но, на наш взгляд, степень обособленности ее от *H. appressa* нисколько не больше, чем *H. appressa* от *H. selago* s. str.

В ранге вида эта раса имеет название *H. arctica* (Tolm.) Sipl., однако в самое последнее время американские авторы (Wagner, Beitel, 1993 : 22) приняли для нее название *H. haleakalae* (Brackenr.) Holub, с чем трудно согласиться. *Lycopodium haleakalae* Brackenr. описан из кратера вулкана Халеакала на Гавайских о-вах, и уже такой большой разрыв ареала между высокоарктическим *H. arctica* и гавайским *H. haleakalae* вызывает большие сомнения в тождественности этих видов. К сожалению, в LE отсутствуют образцы *H. haleakalae*, однако здесь имеются экземпляры — изотипы одновременно описанного также из кратера вулкана Халеакала вида *H. erubescens* (Brackenr.) Holub. Последний вид похож на мелкие экземпляры *H. selago* s. str. с сильно отклоненными от стеблей филлоидами, но существенно отличается от него положением спорангиев на побегах: они имеются в пазухах почти всех филлоидов на побеге, кроме самых нижних, а не приурочены к ограниченной зоне побега, что имеет место у *H. selago* s. l. По-видимому, *H. haleakalae* — более ксероморфный дериват *H. erubescens* с более сухих местообитаний кратера и не может быть тождественным *H. arctica* — криофильному деривату *H. selago* s. str.

В отношении происхождения рас *H. selago* s. l. наиболее вероятным представляется формирование двух последних рас в результате все большего приспособления к суровым климатическим условиям высокогорий и Арктики, хотя не исключены и другие варианты. Для *H. selago* обычно приводится число хромосом от 264 до 272, что свидетельствует о длительной эволюции этого древнейшего вида с многократными гибридизациями и стабилизацией возникающих гибридов путем амфиполиплоидии. Вполне возможно, что в его происхождении участвовал еще более древний восточноазиатский вид *H. chinensis*. Многие восточноазиатские деревья и кустарники известны по ископаемым остаткам далеко за пределами Восточной Азии, и нет оснований сомневаться в том, что вместе с ними были широко распространены и многие восточноазиатские травянистые растения, подобные *H. chinensis*. Вначале (Löve, Löve, 1961 : 34) супруги Löve указывали для *H. appressa* 2n = 68—88, а для *H. selago* s. str. 2n = 264—272. Если бы это было так, то *H. selago* s. str. можно было бы считать результатом гибридизации горного *H. appressa* с *H. chinensis*, однако позднее они же (Löve et al., 1977) приводят для *H. selago* s. l. только очень высокие значения хромосомных чисел (возможно, что прежние указания 2n = 68 были ошибочно определены по арктическим экземплярам *Lycopodium annotinum* L. s. l.).

Приводимый для Аляски и западной Канады (Wagner, Beitel, 1993 : 23), но описанный из Японии вид *H. miyoshiana* нередко (например, Черепанов, 1995 : 525) принимался за более поздний синоним *H. chinensis*, однако при сравнении североамериканских, камчатских, сахалинских и японских экземпляров с типичными экземплярами *H. chinensis* с юга Приморского края были выявлены небольшие, но достаточно выдержанные различия между ними: филлоиды *H. miyoshiana* при ширине около 0.5 мм заметно расширяются к основанию, а филлоиды *H. chinensis* при ширине около 0.5 мм имеют почти параллельные края. Таким образом, *H. chinensis* в понимании Харкевича (1985 : 38) следует разделить на 2 подвида или очень близких вида, из которых *H. chinensis* s. str. является континентальным и более южным, а *H. miyoshiana* приурочен в основном к островной дуге Азии: Сахалину, Курилам и Японии, а также к приберингийским районам Северной Америки. Интересно присутствие *H. miyoshiana* еще на крайнем юге Камчатки и в окрестностях города Аян. Хохряков (1985 : 12) приводит и для окрестностей Магадана (о-в Спафарьева) форму *H. selago* s. l., значительно приближающуюся к *H. chinensis* и, наверное, соответствующую *H. miyoshiana*. Можно предполагать, что последний вид является результатом некоторой интрогрессии генов *H. selago* s. l. в генотип *H. chinensis* при гибридизации этих видов, хотя он несомненно более близок к *H. chinensis* и может быть принят за его подвид.

В заключение приведем основную синонимику вышеупомянутых таксонов, принимая их в ранге подвидов.

Huperzia selago subsp. *selago.*

H. selago subsp. *appressa* (Desv.) D. Löve, 1958, Nucleus, 1, 1 : 8, comb. illeg. — *Lycopodium selago* var. *appressum* Desv. 1827, Mem. Soc. Linn. Paris, 6 : 180. — *L. appressum* (Desv.) Petrov, 1930, Фл. Якут. 1 : 37, quoad nom., non Lloyd et Underw. 1900. — *Huperzia appressa* (Desv.) A. et D. Löve, 1961, Bot. Not. (Lund), 114 : 34. — *Lycopodium selago* subsp. *appressum* (Desv.) Hult. 1967, Ark. Bot. (Stockholm), 7, 1 : 7. — *Huperzia petrovii* Sipl. 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 346. — *H. selago* var. *appressa* (Desv.) Kukk. 1984, Ann. Bot. Fenn. 21 : 209. — ? *H. laxa* (Desv.) Khokhr. 1985, Фл. Магад. обл. : 12, nom. illeg. — *H. appalachiana* Beitel et Mickel, 1992, Amer. Fern Journ. 82 : 45; Wagner a. Beitel, 1993, Fl. North Amer. 2 : 23.

В ранге вида приоритетно название *H. appressa* (Desv.) A. et D. Löve.

H. selago subsp. *arctica* (Tolm.) A. et D. Löve, 1961, Bot. Not. (Lund), 114, 1 : 34. — *Lycopodium selago* subsp. *arctica* Tolm. 1960, Бот. мат. (Ленинград), 20 : 39, рис. 1—3. — ? *L. haleacalae* Brackenr. 1854, in Wilkes, US Expl. Exped. 16 : 321, tab. 45, fig. 2. — *L. appressum* (Desv.) Petrov, 1930, Фл. Якут. 1 : 37, quoad pl. — *Huperzia arctica* (Tolm.) Sipl. 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 347. — ? *H. haleakalae* (Brackenr.) Holub, 1985, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 20 : 73; Wagner a. Beitel, 1993, Fl. North Amer. : 22.

Мы считаем, что в ранге вида этот подвид правильнее называть *H. arctica* (Tolm.) Sipl.

H. chinensis (Christ.) Czer. subsp miyoshiana (Makino) Tzvel. comb. nov. — *Lycopodium miyoshianum* Makino, 1898, Bot. Mag. (Tokyo), 12 : 36. — *L. selago* subsp. *miyoshianum* (Makino) Calder et Taylor, 1965, Canad. Journ. Bot. 43 : 1388. — *Huperzia miyoshiana* (Makino) Ching, 1981, Acta Bot. Yunnan. 3, 3 : 303, 304; Wagner a. Beitel, 1993, Fl. North Amer. : 23.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Сипливинский В. Н. Заметки о байкальской флоре, 1. // Новости сист. высш. раст. Л., 1973. Т. 10. С. 345—361.

Толмачев А. И. Об арктических формах *Lycopodium selago* L. s. l. // Бот. мат. Герб. БИН. АН СССР. 1960. Т. 20. С. 35—44.

Харкевич С. С. Сем. *Huperziaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 37—41.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 398 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Шауло Д. Н. Сем. *Hyperziaceae* // Флора Сибири (*Lycopodiaceae* — *Hydrocharitaceae*). Новосибирск, 1988. С. 37—38.

Hulten E., Fries M. Atlas of North European vascular plants north of the tropic of Kanzer. Konigstein, 1986. Vol. 1. 148 p.

Löve A., Löve D. Some nomenclatural changes in the European flora // Bot. Not. (Lund). 1961. Vol. 114. P. 33—47.

Löve A., Löve D., Pichi Sermolli R. E. Y. Cytotaxonomical atlas of the *Pteridophyta*. Kaduz, 1977. 398 p.

Porsild A. E., Cody W. Y. Vascular plants of continental North-West Territories, Canada. Ottawa, 1980. 667 p.

Wagner W. H., Beitel Y. M. Lycopodiaceae // Flora of North America north of Mexico. New York, 1993. Vol. 2. P. 18—37.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 III 1998

SUMMARY

The author recognized two species of the genus *Huperzia* Bernh. with four subspecies, *H. selago* subsp. *selago, H. selago* subsp. *appressa* (Desv.) D. Löve ex Tzvel. (= *H. petrovii* Sipl., *H. appalachiana* Beitel et Mickel), *H. selago* subsp. *arctica* Tolm. = *H. arctica* (Tolm.) A. et D. Löve; *H. haleakalae* (Brackenr.) Holub and *H. chinensis* subsp. *miyoshiana* (Makino) Tzvel. in the northern regiones of Eurasia and North America.

УДК 581.5 : 581.95 : 582.948.25(470.5)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 1

© **М. С. Князев, С. В. Баландин**

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ, ХОРОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *ERITRICHIUM URALENSE* S. L. (*BORAGINACEAE*)

M. S. KNJASEV, S. V. BALANDIN. THE POPULATIONAL, CHOROLOGICAL AND MORPHOLOGICAL PATTERNS OF *ERITRICHIUM URALENSE* S. L. (*BORAGINACEAE*)

Приведены новые данные о распространении уральского эндемика *Eritrichium uralense*, число известных местонахождений увеличено до 18. Для некоторых популяций проведена оценка численности и соотношения возрастных состояний. Дана характеристика выделенных возрастных состояний. Высказано предположение, что *E. uralense* — позднеплейстоценовый реликт, входивший в состав криоксерофитных сообществ. Растения с Южного Урала (хр. Нурали) выделены в ранг подвида *E. uralense* subsp. *kraschenin-nikovii* subsp. nov.

Ключевые слова: эндемик, Урал, популяция, *Eritrichium uralense*.

Распространение и полиморфизм незабудочника уральского

Незабудочник уральский *Eritrichium uralense* Serg. до наших исследований указывался для 5 пунктов: Семичеловечный Камень, Денежкин Камень (отрог Вересовый Увал), известняковые обнажения у г. Ивдель и в нижнем течении р. Вижай (приток р. Лозьвы), хр. Нурали (Крылов, 1937; Крашенинников, 1937; Горчаковский, 1951; Скворцов, 1959). Эти указания подтверждены многочисленными гербарными материалами (LE, MHA, SVER, UFA), кроме того, в гербарии Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER) имеется несколько образцов, собранных М. М. Сторожевой на известняковых обнажениях в среднем течении р. Южная Сосьва в окрестностях пос. Денежкино (ж.-д. станция Сама).

Нами в 1993—1996 гг. были предприняты поиски новых популяций *E. uralense*, а также проведены повторные исследования в большинстве вышеуказанных. В результате вид удалось найти в верховьях р. Лозьва (3 и 6 км выше устья р. Витим-Ятия), на р. Северная Тошемка против устья р. Соума. На р. Вижай этот вид прослежен на протяжении 30 км нижнего течения (между устьями рек Яхтелья и Черная) в 5 пунктах, на р. Ивдель — в 5 точках на протяжении около 35 км между устьем р. Толтия и г. Ивдель; найдено местонахождение на скалах Семь Братьев по правому берегу р. Вагран у г. Североуральска. Таким образом, общее число местонахождений увеличено до 18 (рис. 1).

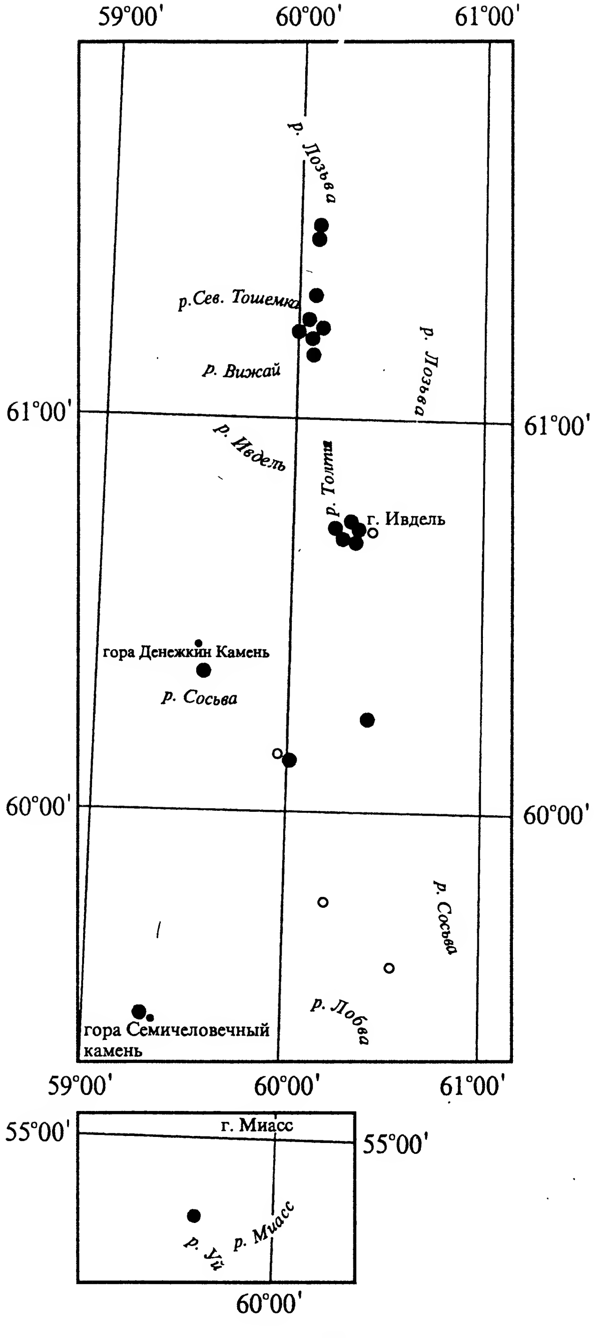


Рис. 1. Ареал *Eritrichium uralense*.

E. uralense был описан Л. П. Сергиевской (Крылов, 1964) на основании сборов П. Н. Крылова с горы Семичеловечный Камень. Согласно протологу, он отличается от южно-сибирского вида *E. pectinatum* (Pall.) DC. меньшим числом шипиков, окаймляющих верхнюю площадку орешков, более короткими цветоножками и несколько иной формой листьев. Наши исследования показали хорошую выдержанность таксономически значимых признаков *E. uralense* в пределах Северного Урала.

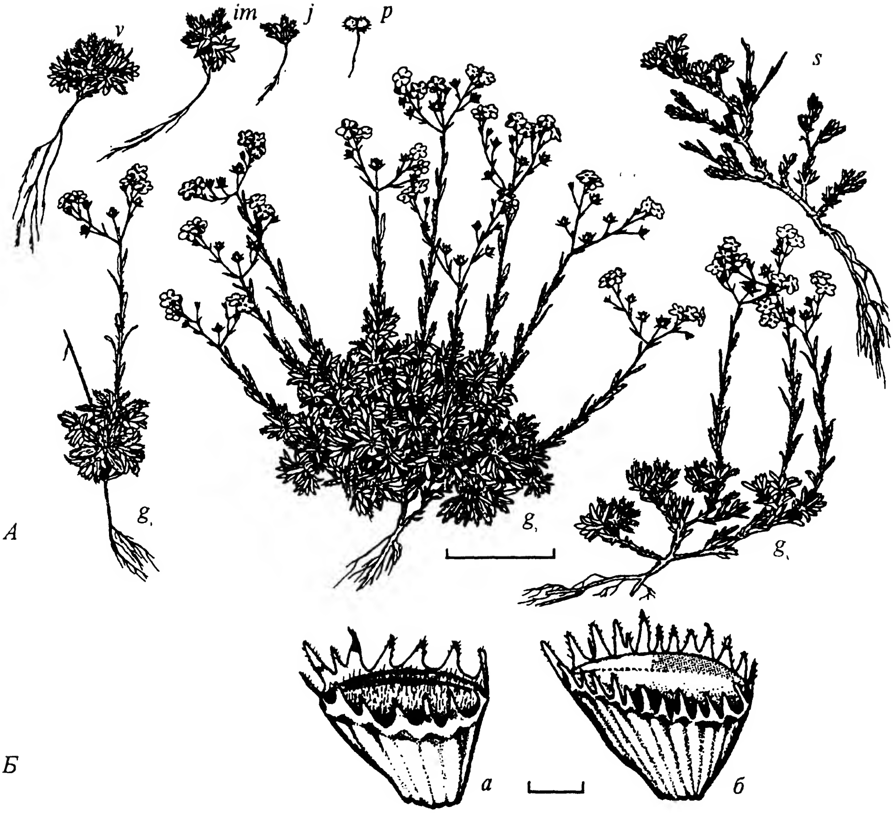


Рис. 2. *Eritrichium uralense.*

А — возрастные состояния (*p* — проросток, *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, g_1 — молодое генеративное, g_2 — средневозрастное генеративное, g_3 — старое генеративное, *s* — сенильное); *Б* — строение орешков *E. uralense* subsp. *uralense* (*a*) и *E. uralense* subsp. *krascheninnikovii* (*б*). Масштабная линейка: *А* — 5 см, *Б* — 1 мм.

С другой стороны, растения с Южного Урала (хр. Нурали) отличаются от северных образцов повышенным числом шипиков орешков, обычно 21—31 по периметру (а не 15—21), и голой (а не мелко опушенной) верхней площадкой орешка (рис. 2, *Б*).

По нашему мнению, растения с хр. Нурали могут быть выделены как особый подвид.

E. uralense Serg. subsp. krascheninnikovii Knjasev et Balandin subsp. nov.

Ab *E. uralensi* Serg. subsp. *uralensi* nuculis disco glabris, margine utrinque cum 11—16 spinulatis (nec disco puberulis, utrinque 7—9 spinulatis) differt.

Typus: Baschkortostania, distr. Uczalinskensis, jugum Nurali, 16 VII 1993, M. Knjasev (LE).

От *E. uralense* subsp. *uralense* отличается орешками по диску голыми, по краю с обеих сторон с 11—16 колючечками (а не по диску опушенными, с обеих сторон с 7—9 колючечками).

Тип: Башкортостан, Учалинский р-н, хр. Нурали, 16 VII 1993, М. Князев (LE).

Экологические особенности и вероятный возраст популяций

В 15 из 18 известных местонахождений *E. uralense* его локальные популяции располагаются по известняковым скалам в долинах рек. Большинство особей размещается по трещинам и микроуступам на стенах с уклоном 60—90°, не спускаясь ниже чем на 2—3 м над урезом воды и обычно не поднимаясь к верхним карнизам скал;

реже единичные растения (не более 1—5 % численности популяции) встречаются по верхнему карнизу, но не далее 50—100 см от края.

В трех горных местонахождениях (Денежкин Камень, Нурали, Семичеловечный Камень) популяции встречаются на метаморфических основных и ультраосновных породах (габбро, пироксениты, туфы андезитового и базальтового состава) на высотах 700—800 м над ур. м. Микропопуляции, как правило, располагаются на вершинах и отвесных стенках скал. Только на хребте Нурали мы отмечали довольно многочисленные группировки вне скал — на щебнистых участках в петрофитных разреженных (проективное покрытие до 10 %) сообществах.

Общим для горных и долинных местонахождений являются: 1) наличие в горных породах кальция и магния; 2) высокая освещенность участков; 3) отсутствие конкуренции со стороны древесных и травянистых видов; 4) хорошая дренированность участков, обусловливающая значительную сухость субстрата в летний период; 5) повышенные температуры субстрата и близлежащих слоев воздуха в течение нескольких часов в сутки в летнее время; 6) бесснежная зимовка. В отношении последнего фактора следует уточнить, что *E. uralense* не только способен переносить бесснежье в зимний период, но он — ярко выраженный нивеефоб (термин наш), — избегает участков со снежным покровом, полностью укрывающим растения. Характерно, что единственный случай существования более или менее значительного числа особей на горизонтальной поверхности нами отмечен на сильно обдуваемых малоснежных участках гребня хр. Нурали. Однако и в этом случае растения вне скал малоустойчивы. Несколько сот особей на щебнистых участках вершины хр. Нурали отмечены лишь однажды (в 1982 г.) после ряда малоснежных зим. Во время следующих наблюдений в 1984 и 1993 гг. было отмечено полное выпадение ценопопуляций на горизонтальных поверхностях, но сохранение скальных группировок.

В современных условиях незабудочник уральский не находит приемлемых условий в наиболее распространенных зональных растительных сообществах, в том числе в горных тундрах и степях. Однако в криоксерофитные периоды плейстоцена он мог быть компонентом тундро-степных сообществ. Для этого времени были характерны малое количество осадков, относительно высокие летние температуры, малоснежье и крайне низкие температуры в зимний период (Палеогеография..., 1982). Последний такой период отмечался 30—40 тыс. лет назад во время Валдайского криохрона, к которому и следует относить распространение на Урал из Сибири ряда криоксерофитных видов, в том числе вида, близкого к современному *E. pectinatum* и предкового для *E. uralense*.

Численность и возрастные спектры популяций

Исследования численности и возрастных спектров популяций *E. uralense* проводились в основном в 1993—1996 гг. Были использованы общепринятые методические разработки (Работнов, 1950, 1964; Ценопопуляции..., 1976; Заугольнова и др., 1988; Диагнозы и ключи..., 1980, 1983а, б; Программа и методика..., 1986). Выделение возрастных состояний и определение размеров особей проводились на модельных экземплярах, которые выкапывались вблизи учетных площадок.

В большинстве случаев до 90—95 % особей популяций располагаются на недоступных исследованию отвесных участках скальных обнажений. Поэтому общая численность популяций могла быть оценена лишь путем экстраполяции частоты встречаемости, отмечаемой в немногих доступных фрагментах (обычно по карнизу скал), на общую площадь, занимаемую группировками (оценка площади обнажений, заселенной незабудочником, возможна только в период массового цветения — конец июня—июль). Исследования проведены в 5 долинных и 2 горных местонахождениях. В табл. 1 приведены приблизительная оценка численности генеративных особей в исследованных популяциях и спектры возрастных состояний на учетных площадках.

ТАБЛИЦА 1

Параметры изученных локальных популяций

№ популяций	Число генеративных особей	Возрастной спектр на учетной площадке, экз.								Площадь учетной площадки, м^2	Год наблюдения
		p	*j*	*im*	*v*	g_1	g_2	g_3	*s*		
1	500	—	5	1	5	7	21	21	4	15	1995
2	600	1	3	—	2	6	1	1	—	10	1994
3	1000—1500	18	9	5	4	16	27	3	3	50	1994
4	600—700	1	9	3	2	7	3	1	1	20	1994
5	340	—	2	3	2	2	13	2	1	15	1996
6	233	—	15	9	11	10	33	10	2	16	1993
7	545	—	2	9	2	5	20	6	—	20	1993

Примечание. Возрастные состояния: *p* — проросток, *j* — ювенильные особи, *im* — имматурные, *v* — виргинильные, g_1 — молодые генеративные, g_2 — средневозрастные (зрелые) генеративные, g_3 — старые генеративные, *s* — сенильные и объединяемые с ними субсенильные растения. Популяции: *1* — Мамонтовы Скалы по левому берегу р. Лозьва в 6 км выше устья р. Витим-Ятия; *2* — Пещерный Камень по левому берегу р. Северная Тошемка напротив устья р. Соума; *3* — скалы по правому берегу р. Вижай в 2 км выше устья р. Яхтелья; *4* — скалы по левому берегу р. Ивдель в 3.5 км ниже устья р. Толтия; *5* — скалы по левому берегу р. Ивдель в 10 км выше г. Ивдель (ниже р. Шайтанки); *6* — гора Денежкин Камень, отрог Вересовый Увал, скалы-останцы среди леса, около 700 м над ур. м.; *7* — хр. Нурали, северный фрагмент близ главной вершины, скалы-останцы и крутые каменистые склоны, около 700 м над ур. м.

Характеристика возрастных состояний

На основании классификации жизненных форм (Серебряков, 1962, 1964) *E. uralense* отнесен к рыхлоподушковидным каудексообразующим полукустарничкам. Ниже рассматривается становление жизненной формы в процессе онтогенеза и описываются возрастные состояния.

Количественные значения основных морфологических показателей возрастных состояний, за исключением проростков, по которым морфометрических исследований не проводилось, приведены в табл. 2. Распределение практически всех параметров соответствует нормальному распределению по критерию Колмогорова-Смирнова (кроме ширины наиболее развитых листьев вегетативных побегов у молодых генеративных особей). Все показатели достоверны при 0.1—5 %-ных уровнях значимости.

Проростки (*p*). Имеются 2 семядоли широкояйцевидной формы 4—7 мм дл., покрытые жесткими оттопыренными волосками (рис. 2, *А*). Семена созревают в августе. Часть из них прорастает сразу после опадания, и проростки зимуют. Основная масса семян всходит весной, и еще 5—10 % — на второй год. По наблюдениям в культуре стадия проростка длится 1—2 мес. Одновременно с развитием первых двух настоящих листьев семядоли отмирают и у ювенильных растений отсутствуют.

Ювенильные особи (*j*). Имеют тонкий стержневой корень. Главный побег нарастает моноподиально. Образования боковых побегов еще не происходит. Пазушные почки, прикрытые остатками отмерших листьев, остаются в состоянии покоя.

Имматурные особи (*im*). Появляются боковые побеги (оси 2-го порядка). Общее число побегов обычно два. Корень тонкий, стержневой, без разветвлений (рис. 2, *А*).

Виргинильные особи (*v*). Появляются несколько новых боковых осей 2-го порядка (из спящих почек, находящихся у основания главного побега), на осях которых в свою очередь из пазушных почек возникают побеги 3-го порядка. Особи приобретают подушковидную форму. Корень с выраженными боковыми ответвлениями (рис. 2, *А*).

Молодые генеративные особи (g_1). Подушка продолжает разрастаться — появляются дополнительно оси 2-го и 3-го порядков. Начинает формироваться многоглавый стеблекорень-каудекс. Нижние части побегов и основание корня начи-

ТАБЛИЦА 2

Морфометрическая характеристика особей *Eritrichium uralense*

Параметры	j	im	v	g_1	g_2	g_3	s
1	0.9±0.1	1.2±0.1	1.3±0.2	9.2±1.1	9.2±0.6	7.5±1.5	1.8±0.2
2	0.6±0.04	1.2±0.1	2.5±0.1	3.9±0.3	8.2±0.5	4.6±0.6	4.2±0.9
3	1	2.2±0.2	5.3±0.3	10±1.7	22.3±3.4	9.2±2.5	6±2.1
4	—	—	—	1.1±0.1	5.6±1.04	2±0.4	—
5	—	—	—	7.8±0.6	10.6±0.4	6±0.3	—
6	—	—	—	1.8±0.1	2.2±0.1	—	—
7	—	—	—	17.3±1.6	259.6±69.9	—	—
8	3.1±0.1	3.6±0.1	4.7±0.4	7.3±0.3	10.3±0.3	7.4±0.2	4.4±0.2
9	1.3±0.1	1.5±0.1	1.3±0.1	1.8±0.05	2.1±0.1	1.6±0.1	1.3±0.1
10	—	—	—	6.5±0.3	10.8±0.3	—	—
11	—	—	—	0.8±0.07	1.1±0.03	—	—

Примечание. Параметры: 1 — высота растения, см; 2 — диаметр куртины, см; 3 — число вегетативных побегов; 4 — число генеративных побегов; 5 — число цветков на цветоносе; 6 — число семян в плоде; 7 — потенциальное число семян на 1 особь; 8 — длина наиболее развитых листьев вегетативных побегов, мм; 9 — их ширина, мм; 10 — длина наиболее развитых листьев генеративных побегов, мм; 11 — их ширина, мм.

нают одревесневать. Корень становится более мощным и разветвленным. Генеративный побег обычно один (рис. 2, *А*).

Средневозрастные генеративные особи (g_2). Вегетативная и генеративная сферы достигают наибольшего развития. Каудекс ясно выражен, корень более утолщен, скелетные ветви длиннее, толще и многократно разветвлены. Ортотропная ориентация периферических ветвей подушки сменяется плагиотропной. Базальные части скелетных ветвей одревесневающие, погруженные в субстрат (рис. 2, *А*).

Старые генеративные особи (g_3). Отмирание надземных побегов преобладает над их новообразованием. Вследствие отмирания части скелетных и некоторых ветвей более высокого порядка подушка становится менее плотной. Каудекс утолщается, корень становится более мощным. Число генеративных побегов значительно меньше, или они вовсе отсутствуют (рис. 2, *А*).

Сенильные особи (s). Отмирает и разрушается бóльшая часть скелетных ветвей. Остается лишь несколько их базальных частей с вегетативными побегами. Каудекс и корень обычно поражены гнилью и частично подвержены разрушению. Генеративных побегов нет (рис. 2, *А*).

Характеристика эталонных популяций

Подробные исследования были проведены в местонахождениях на Вересовом Увале (Денежкин Камень) и на скалах р. Ивдель в 10 км выше г. Ивдель. Эти местонахождения рассматриваются как эталонные, поскольку здесь отсутствуют признаки какого-либо антропогенного воздействия.

1. Свердловская область, территория, подчиненная г. Североуральску, Вересовый Увал — южный отрог горы Денежкин Камень. Пироксенитовые останцы, 5—15 м выс., на склоне (уклон 5°) южной экспозиции близ вершины Вересового Увала, 680 м над ур. м.

Растительное сообщество — разнотравная тундрообразная остепненная скальная группировка. Поверхность почвы на 75 % оголена и представлена выходами коренных горных пород и камней. Древесный ярус — одиночные деревца *Pinus sibirica* Du Tour высотой до 75 см. Кустарниковый ярус отсутствует. Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 10 %) образуют: sol. — *Aster alpinus* L., *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Bupleurum multinerve* DC., *Campanula rotundifolia* L., *Cardaminopsis petraea* (L.) Hitt., *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb., *Elytrigia reflexiaristata* (Nevski) Nevski, *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, *Eritrichium uralense, Festuca ovina* L., *Minuartia helmii* (Fisch. ex Ser.) Schischk., *Polypodium vulgare* L., *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz., *Scorzonera glabra* Rupr., *Thymus paucifolius* Klok., *Vaccinium vitis-idaea* L. Мохово-лишайниковый ярус (покрытие 10 %) состоит из: sp. — *Cladonia uncialis* (L.) Wigg.; sol. — *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., *C. nivalis* (L.) Ach., *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb., *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer., *C. coccifera* (L.) Willd., *C. gracilis* (L.) Willd., *Dicranum scoparium* Hedw., *Orthocaulis kunzeanus* (Hueb.) Buch., *Pohlia lescuriana* (Sull.) Grout, *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G. L. Sm. var. *fragile* (Bryhn) Long, *Racomitrium microcarpon* (Hedw.) Brid., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. Останцы окружены со всех сторон березовым криволесьем.

Площадь, занимаемая популяцией на останцах, составляет 165 м², плотность — 2.4 экземпляра на 1 м², численность порядка 396 особей. В возрастном спектре преобладают средневозрастные генеративные особи. Популяцию можно охарактеризовать как зрелую полночленную нормального типа (табл. 1). Дата описания — 10 июля 1993 г.

2. Свердловская область, территория, подчиненная г. Ивдель, обнажение известняков 60 м выс. на левом берегу р. Ивдель в 10 км выше г. Ивдель (ниже р. Шайтанки), вершина и склон (уклон 40°) южной экспозиции близ вершины обнажения.

Растительное сообщество — разнотравная остепненная скальная группировка. Поверхность почвы на 60 % оголена и представлена выходами коренных горных пород и камней. В древесном ярусе одиночные деревца *Pinus sylvestris* L. 0.8—4 м выс. Кустарниковый ярус (покрытие <10 %): sol. — *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Spiraea media* Franz Schmidt. Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 20 %) образуют: sp. — *Dianthus acicularis, Thymus talijevii* Klok. et Shost. (*T. uralensis* Klok.); sol. — *Arctostaphylos uva-ursi, Aster alpinus, Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel., *Elytrigia reflexiaristata, Eritrichium uralense, Pulsatilla flavescens, Schivereckia podolica* (Bess.) Andrz. ex DC., *Scorzonera glabra.* Мохово-лишайниковый ярус (покрытие 10 %) состоит из sp. — *Rhytidium rugosum*; sol. — *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch., *Cetraria odontella* Ach., *Cladina arbuscula, C. stellaris* (Opiz) Brodo, *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm., *Cynodontium tenellum* (Bruch et Schimp. in B. S. G.) Limpr., *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Pseudoleskeella catenulata* (Brid. ex Schrad.) Kindb., *Pylaisiella polyantha* (Hedw.) Grout, *Tortella tortuosa* (Hedw.) Limpr. Обнажение окружено со всех сторон сосняком вейниково-разнотравным, кроме южной его части, обрывающейся в сторону реки.

Площадь, занимаемая популяцией, составляет 300 м², плотность 1.7 экземпляра на 1 м², численность порядка 500 особей. В возрастном спектре преобладают средневозрастные генеративные особи. Популяцию можно охарактеризовать как зрелую полночленную нормального типа (табл. 1). Дата описания — 23 июня 1996 г.

Определение мхов в первой популяции принадлежит Г. В. Троценко, в большей части второй популяции — А. П. Дьяченко, за что авторы выражают им большую благодарность.

Проблемы охраны незабудочника уральского и растительных сообществ с его участием

Eritrichium uralense включен в «Красную книгу РСФСР» (1988) со статусом «I(E)» как вид, находящийся под угрозой исчезновения; он входит в число редких и исчезающих растений Урала и Приуралья (Горчаковский, Шурова, 1982), редких растений Южного Урала (Кучеров и др., 1987), «Красную книгу Среднего Урала» (1996) со статусом «I категория» (вид, находящийся под угрозой исчезновения).

Однако, как показали наши исследования, *E. uralense* распространен значительно шире, чем это считалось ранее, а общее число генеративных особей во всех местонахождениях должно быть оценено не менее чем в 10 тысяч. Большинство местонахождений незабудочника уральского в настоящее время не подвергаются опасности исчезновения. Лишь 4 из известных 18 находятся в зоне относительно интенсивной хозяйственной и рекреационной деятельности человека и подвергаются угрозе исчезновения. Это три долинные популяции, расположенные в зоне интенсивного отдыха населения: Ивдельские скалы (близ г. Ивдель), Камень Семь Братьев (близ г. Североуральска), Камень Говорун (Денежкин) на р. Сосьве выше пос. Денежкино; и популяция на хр. Нурали — из-за постоянного выпаса, иногда весенних палов.

С другой стороны, петрофитные сообщества с участием *E. uralense* представляют собой реликтовые сообщества позднеплейстоценового возраста — обедненный дериват тундростепей. В разных частях ареала рассматриваемого вида эти сообщества носят вполне оригинальный, а поэтому и уникальный облик. Если исчезновение отдельных видов таких сообществ еще маловероятно, то необратимое изменение самих петрофитных сообществ, в частности в результате проникновения чуждых для него адвентивных видов, вполне реально и нуждается в изучении, а сами сообщества — в проведении природоохранных мероприятий как объекты охраны в рамках Зеленой книги.

Выводы

1. Рассмотрены морфологические особенности *Eritrichium uralense*; южноуральские растения по строению орешков выделены в ранг подвида: *E. uralense* Serg. subsp. *krascheninnikovii* Knjasev et Balandin subsp. nov.
2. Уточнено распространение вида на Урале, число известных местонахождений увеличено с 6 до 18.
3. Приведен спектр местообитаний вида: скалы-останцы на высотах около 700 м над ур. м. в предгорьях и береговые известняковые скалы вдоль рек. В обоих случаях большая часть популяции сосредоточена на отвесных стенах и лишь отчасти заходит на верхние карнизы.
4. Незабудочник уральский — зимне-криофильный нивеефобный (приспособленный к зимовке при низких температурах без снежного укрытия) и летне-термо-ксерофильный (приспособлен к почвенному и воздушному перегреву и иссушению в летние месяцы) вид.
5. Дана характеристика жизненной формы незабудочника уральского. Это рыхлоподушковидный каудексообразующий полукустарничек.
6. Анализ изученных популяций позволяет выделить морфологически хорошо различающиеся следующие возрастные состояния: p — проросток, j — ювенильное, im — имматурное, v — виргинильное, g_1 — молодое генеративное, g_2 — средневозрастное генеративное, g_3 — старое генеративное, s — сенильное.
7. Состояние изученных популяций на основании анализа возрастных спектров вполне удовлетворительное, и они могут неопределенно долго существовать при сохранении данных условий окружающей среды.
8. Две изученные популяции на основе анализа их возрастных спектров и растительных сообществ, в которых они обитают, отнесены к эталонным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горчаковский П. Л. О реликтовой флоре известняковых береговых обнажений по рекам Ивдель и Тошемка на Северном Урале // Докл. АН СССР. Нов. сер. 1951. Т. 81. № 4. С. 689—692.

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 208 с.

Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1980. Ч. 1. 108 с.; 1983а. Ч. 2. 96 с.; 1983б. Ч. 3. 79 с.

Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с.

Красная книга РСФСР: Растения. М., 1988. 590 с.

Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Екатеринбург, 1996. 279 с.

Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Сов. ботаника. 1937. № 4. С. 16—45.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1937. Т. 11. 314 с.; 1964. Т. 12. Ч. 2. 344 с.

Кучеров Е. В., Мулдашев А. А., Галеева А. Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М., 1987. 205 с.

Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М., 1982. 156 с.

Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 34 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204.

Работнов Т. А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 132—208.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146—205.

Скворцов А. К. Новые флористические находки в районе Денежкина Камня // Бот. материалы гербария БИН АН СССР. 1959. Т. 19. С. 558—571.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.

Институт леса УрО РАН
Институт экологии
растений и животных УрО РАН
Екатеринбург

Получено 25 VI 1997

SUMMARY

A new subspecies of *Eritrichium uralense* Serg. subsp. *krascheninnikovii* Knjasev et Balandin subsp. nova from the South Urals (fig. 2, *B*) was described. The number of its locations of the species increased from 6 to 18. The characteristic habitat of *E. uralense* is the sheer rocks (steepness of 60—90°); only on rare occasions it grows on horizontal or gently inclined cobble fields, usually on the limestone, sometimes on the other ultrabasic stony substrates (basalt, pyroxen, gabbro). *E. uralense* endures the snowless winters with the temperatures of minus 30—40 °C; moreover, it avoids snow-covered places. It is thermostable and drought resistant in the summer. In Pleistocene, about 10—40 thousand years back, it is considered to be an element of cryoxerophytic grass communities (so called tundra-steppe). The population sizes of 233—1000 generative individuals and of 396—1500 individuals of all age classes are estimated. Eight age classes are distinguished, *p*, plantlets, *j*, juvenile plants, *im*, immature, *v*, virginile, g_1, young generative, g_2, middle-age generative, g_3, old generative, *s*, senile plants (fig. 2, *A*). As a rule, the plantlets are found in May—June and September, the other classes are recorded continuously (tab. 1). The morphological characteristics of all age classes are given in tab. 2. Two populations as the standard ones are described.

УДК 581.9(285.2)(470.40./43)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 1

© А. А. Бобров

ФЛОРА ВОДОТОКОВ ВЕРХНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

A. A. BOBROV. FLORA OF RUNNING WATERS IN THE UPPER VOLGA REGION

Приведены результаты изучения флоры 110 водотоков Верхнего Поволжья, представленной 241 видами сосудистых растений из 107 родов и 52 семейств. Проведен анализ систематической, экологической и географической структуры флоры в целом и флор различных типов водотоков. Показаны различия с флорами водоемов этой же территории. Отмечены особенности флор разных типов водотоков в зависимости от специфических характеристик последних.

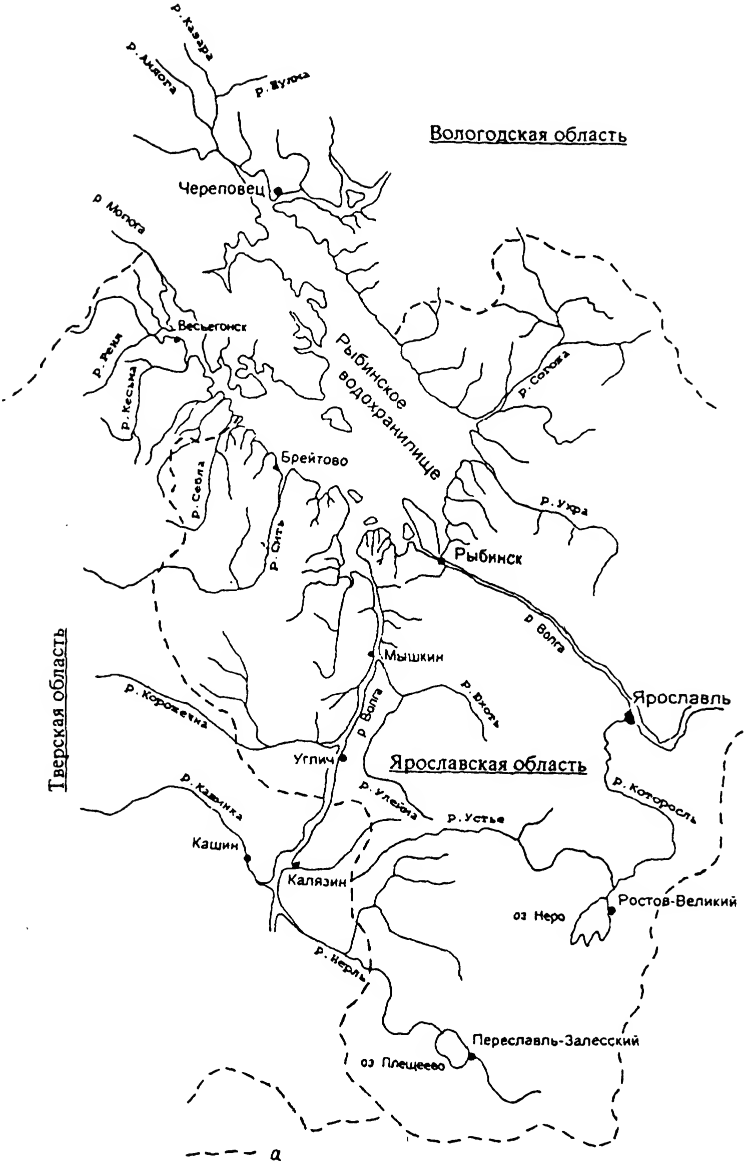
Ключевые слова: флора, водотоки, ручьи, малые и средние реки, Верхняя Волга.

Начальными звеньями любой гидрографической сети и наиболее многочисленными водными объектами являются ключи, ручьи и малые реки. Однако их флора, как и растительные сообщества, редко становится предметом исследования в отличие от флоры и растительности озер и водохранилищ. Крайне мало подобных работ, касающихся не отдельных водотоков, а речной сети какой-либо территории в целом (Алиев, 1965; Гецен, 1968; Клоков, 1974; Папченков, 1982, 1985а, 1993; Wiegleb, 1983; Уртанс, 1987; Haslam, 1987; Bouxin, 1988; Wiegleb, Kadono, 1988; Webb, Bates, 1989). Нашим исследованиям на территории Верхневолжья (Бобров, Папченков, 1995; Папченков и др., 1995; Бобров, 1997) предшествовали лишь работы по флоре и растительности отдельных рек. Так, Г. Ф. Ляшенко (1989) изложил результаты 10-летнего наблюдения за растительностью р. Сутки в Ярославской обл. и привел 77 видов водных растений. В. В. Богачев (1989), исследовавший растительность р. Юхоти, привел 10 видов доминирующих макрофитов, отнесенных им к группе плейстогидратофитов, и отметил, что от верховьев к устью уменьшается разнообразие сообществ и снижается количество их доминантов. В. В. Богачев и М. А. Жабина (1993) для р. Соть указали 99 видов макрофитов, только 4 из которых были доминирующими, и отметили связь между малым количеством видов макрофитов и неблагополучной экологической ситуацией на реке.

Настоящая работа представляет собой результат 4-летних исследований флоры 110 водотоков Верхнего Поволжья (1994—1997 гг.) на юго-западе Вологодской, севере и востоке Тверской и в Ярославской областях в пределах Верхне-Волжского, Двинского и Ладожско-Ильменского флористических районов (см. рисунок). Из них 96 являются притоками Рыбинского, 10 — Угличского и 4 — Горьковского водохранилищ; 38 водотоков — это ручьи, 63 — малые реки и 9 — средние реки. Под ручьями мы понимаем водотоки длиной до 25 км, под малыми реками — до 100 км и под средними — до 300 км (Ресурсы..., 1973).

Бóльшая часть территории исследований характеризуется спокойным пологоволнистым или плоским рельефом и наличием обширных торфяных болот. Поверхность равнины не поднимается более чем на 140 м над ур. м., за исключением более возвышенного северо-зáпадного участка, где она достигает 150—180 м над ур. м. Отдельные возвышенности, расположенные в районе исследований, имеют крупнохолмистый характер; местами холмы соединены в гряды и рельеф приобретает увалистый характер с абсолютными высотами в основном до 250 м над ур. м. Уплощенность поверхности большей части района исследований обусловлена широким распространением озерно-ледниковых и болотных отложений, выравнивающих холмистый рельеф основной морены (Соколов, 1957; Карандеева, 1957; Новский, 1959; Ресурсы..., 1973). В свою очередь равнинный характер поверхности, сравнительно небольшая ее высота над уровнем моря обусловливают незначительное падение рек — 7—12 см на 1 км для малых рек и 4—7 — для средних. Поэтому исследованные водотоки в основном имеют спокойное, плавное течение, плесы и перекаты, хорошо выраженные излучины, асимметричные поперечные профили долин. Четвертичные озерно-речные и ледниковые отложения (песчанистая и глинистая морена с валунами, гравий, песок и др.) богаты грунтовыми водами, которые залегают неглубоко (до 5—10 м) и принимают активное участие в питании рек в летний и зимний периоды (Крайнер, Студенов, 1959; Ресурсы..., 1973).

При флористических исследованиях нами учитывались все виды сосудистых растений, встреченные в водной среде (в том числе и те, которые растут на сырых и периодически затопляемых берегах водотоков и заходят в русло), что позволяет составить полное представление не только о водной флоре, но и флоре этих водотоков в более широком ее понимании. Экологические группы видов даются по В. Г. Папченкову (1985б). Географический анализ флоры проведен по методу «биогеографических координат» Б. А. Юрцева (1968, 1987).



Район исследований.

а — границы административных областей.

Изученная флора представлена 52 семействами, 107 родами и 241 видами (мохообразные представлены 8 видами, хвощи — 4, папоротники — 1, цветковые растения — 228) (табл. 1).

Наибольшим видовым разнообразием отличаются семейства *Poaceae* Barnhart — 27 видов, *Cyperaceae* Juss. — 26, *Potamogetonaceae* Dumort. — 20 и др. (табл. 2). В 10 ведущих семейств входит 59 % всех таксонов видового ранга, отмеченных на изученных водотоках. Остальные 42 семейства представлены 1—5 видами.

Состав и структура флоры водотоков в общем похожи на таковые, приводимые для озер Северо-Двинской системы (Краснова, Кузьмичев, 1990) и Ярославской обл.

ТАБЛИЦА 1

Систематическая структура флор водотоков и некоторых водоемов Верхнего Поволжья

Тип водотоков	Число			Отношение		
	семейств	родов	видов	в/с	р/с	в/р
Ручьи	46	84	165	3.58	1.82	1.96
Малые реки	48	96	209	4.35	2.00	2.17
Средние реки	44	82	145	3.29	1.86	1.76
Все водотоки	52	107	241	4.63	2.05	2.25
Рыбинское водохранилище	46	100	194	4.22	2.17	1.94
Озера Ярославской области	42	82	149	3.55	1.95	1.82
Озера Северо-Двинской системы	35	59	104	2.97	1.68	1.76

Примечание. в/с — среднее число видов в семействе, р/с — среднее число родов в семействе, в/р — среднее число видов в роде.

(Кузьмичев и др., 1990), а также Рыбинского водохранилища (Лисицына, 1990). Отличия заключаются в большем богатстве и большем среднем числе видов в семействах и в родах флоры водотоков (4.63 и 2.25 соответственно) по сравнению с флорами водоемов (2.97—4.22 и 1.76—1.94 соответственно), а также участием семейств *Onagraceae* и *Sparganiaceae* в числе ведущих. Это связано с нахождением как специфичных для текучих вод территории видов растений (*Dichelyma falcatum* (Hedw.) Myr., *Batrachium kauffmannii* (Clerc) V. Krecz., *Nuphar × spenneriana* Gaudin, *Sparganium glomeratum* Laest., *Potamogeton lacunatus* Hagstr., *P. × meinshausenii* Juz., *Epilobium roseum* Schreb. и др.), так и большого числа гибридных форм, менее свойственных водоемам, чем водотокам (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch × *B. kauffmannii*, некоторые нотовиды *Potamogeton, Carex* и др.).

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов в 10 ведущих семействах флоры водотоков Верхнего Поволжья

Ведущие семейства	Число видов			
	Все водотоки	Ручьи	Малые реки	Средние реки
Poaceae	27 (1)	20	23 (1)	18
Cyperaceae	26 (4)	20 (3)	23 (3)	10
Potamogetonaceae	20 (6)	3	18 (5)	14 (4)
Salicaceae	16 (4)	12 (1)	16 (4)	6
Ranunculaceae	13 (2)	6 (1)	13 (2)	10 (2)
Polygonaceae	11	9	6	8
Asteraceae	9	6	9	6
Juncaceae	8	7	8	4
Onagraceae	6	6	4	4
Sparganiaceae	6	4	6	3
Итого	142	93	126	83
% от общего числа	59	56	60	57
Общее число видов во флоре	241	165	209	145

Примечание. В скобках указано количество гибридов.

ТАБЛИЦА 3

Встречаемость видов во флоре водотоков Верхнего Поволжья

Встречаемость видов	Число видов			
	Все водотоки	Ручьи	Малые реки	Средние реки
Очень часто (> 75 % рек)	1	1	3	10
Часто (51—75 %)	10	6	11	16
Умеренно (26—50 %)	36	30	25	29
Изредка (11—25 %)	40	40	37	15
Редко (1—10 %)	105	39	74	34
Очень редко (< 1 %)	49	49	59	41

Рассматривая все водотоки территории в целом, следует отметить, что по частоте встречаемости только *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert может считаться очень распространенным видом (встречен более чем на 75 % водотоков) (табл. 3). Часто встречаемых видов, отмеченных более чем на 50 % водотоков, — 10. Это *Lemna minor* L., *Equisetum fluviatile* L., *Sparganium emersum* Rehm., *Alisma plantago-aquatica* L., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Carex acuta* L. и др. Видов с умеренной встречаемостью (26—50 % водотоков) — 36. Среди них *Nuphar lutea* (L.) Smith, *N.* × *spenneriana, Potamogeton natans* L., *P. perfoliatus* L., *Lemna trisulca* L., *Elodea canadensis* Michx., *Scirpus lacustris* L., *Equisetum palustre* L., *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk. и др. Изредка встречаемых видов (встречаемость 11—25 %) — 40. В эту группу включены *Potamogeton alpinus* Balb., *P. lucens* L., *P. pectinatus* L., *Batrachium kauffmannii, B. trichophyllum, B. trichophyllum* × *B. kauffmannii, Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray и др. Редких видов, обнаруженных на 1—10 % водотоков, — 105, из них отметим *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach, *B. circinatum* × *B. trichophyllum, Nuphar pumila* (Timm) DC., *Nymphaea alba* L., *N. candida* J. Presl., *Ceratophyllum demersum* L., *Potamogeton crispus* L., *P.* × *decipiens* Nolte, *P. friesii* Rupr., *P. gramineus* L., *P. lucens* L. var *longifolius* (Gay) Cham. et Schlecht., *P.* × *nitens* Web., *P. praelongus* Wulf., *P.* × *zizii* Mert. et Koch., *Sparganium erectum* L., *S. glomeratum, S. minimum* Wallr. и др. Очень редких растений, встреченных на отдельных водотоках территории, — 49 видов. Это *Potamogeton* × *cognatus* Aschers. et Graebn., *P. lacunatus* Hagstr., *P.* × *meinshausenii* Juz., *P. obtusifolius* Mert et Koch, *P.* × *sparganiifolius* Laest. ex Beurl., *Lemna gibba* L., *Sparganium neglectum* Beeby, *Eleocharis austriaca* Hayek, *E. uniglumis* (Link) Schult., *Calamagrostis phragmitoides* C. Hartm., *Thalictrum aquilegifolium* L. и др.

Экологический спектр рассматриваемой флоры на 56 % (135 видов) состоит из гигрофитов (94) и заходящих в воду береговых гигромезо- и мезофитов (41). Остальные 44 % (106 видов) — это макрофиты, традиционно относящиеся к водным растениям (47 гидрофитов, 18 гелофитов и 41 гигрогелофитов) (табл. 4).

Для географической структуры изучаемой флоры присуще преобладание видов зонального распространения (146); из них арктобореальных — 3, гипоарктобореальных — 3, бореальных — 115, бореонеморальных — 17, неморальных — 5, лесостепных — 2 и степных — 1. Из остальных 95 видов 78 имеют плюризональное распространение, а 17 являются гибридными формами с неустановленными ареалами (табл. 5).

В региональном плане преобладают виды широкого распространения: евразиатско-североамериканские — 66, евразиатские — 49, евросибирские — 29. Видов европейского и европейско-западно-сибирского распространения 27 и 25 соответственно (табл. 6).

Таким образом, во флоре в основном представлены бореальные голарктические и палеарктические виды, что отмечалось и для гигрофильных флор озер Северо-Двин-

ТАБЛИЦА 4

Экологический спектр флоры водотоков Верхнего Поволжья

Экологические группы	Число видов			
	Все водотоки	Ручьи	Малые реки	Средние реки
Гидрофиты	47	16	44	35
Гелофиты	18	13	17	13
Гигрогелофиты	41	32	38	24
Гигрофиты	94	78	80	49
Гигромезо- и мезофиты	41	26	30	24

ТАБЛИЦА 5

Зональные географические элементы флоры водотоков Верхнего Поволжья

Зональные географические элементы	Число видов			
	Все водотоки	Ручьи	Малые реки	Средние реки
Бореальный	115	94	100	66
Плюризональный	78	50	68	57
Бореонеморальный	17	8	14	12
Неморальный	5	1	4	1
Арктобореальный	3	1	3	1
Гипоарктобореальный	3	3	2	1
Лесостепной	2	1	2	1
Степной	1	1	1	0

ТАБЛИЦА 6

Долготные географические элементы флоры водотоков Верхнего Поволжья

Долготные географические элементы	Число видов			
	Все водотоки	Ручьи	Малые реки	Средние реки
Евразиатско-североамериканский	66	53	57	41
Евразиатский	49	36	42	34
Евросибирский	29	21	24	25
Европейский	27	17	25	9
Европейско-западно-сибирский	25	16	20	8
Плюрирегиональный	15	7	15	15
Евросибирско-североамериканский	7	4	7	2
Европейско-североамериканский	3	3	2	2
Адвентивный североамериканский	3	2	2	3

ской системы и водоемов Ярославской обл. (Краснова, Кузьмичев, 1990; Кузьмичев и др., 1990; Лисицына, 1990). Водотоки Верхнего Поволжья отличаются от водоемов той же территории присутствием в составе флоры арктобореальных (*Calliergon megalophyllum* Mikut., *Dichelyma falcatum* и *Potamogeton alpinus*) и гипоарктобореальных (*Comarum palustre* L., *Salix phylicifolia* L., *Stellaria crassifolia* Ehrh.) видов, а также видов степного (*Rorippa brachycarpa* (C. A. Mey.) Hayek) и лесостепного (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Petasites spurius* (Retz.) Reichenb.) распространения.

Несмотря на территориальную целостность, изученная гидрофильная флора представляется сборной из-за разнотипности водотоков, поэтому целесообразно перейти к рассмотрению особенностей флор каждого их типа.

Наибольшее число семейств, родов и видов наблюдается во флоре малых рек (табл. 1). Этот факт мы связываем с большим разнообразием водотоков этого типа на территории Верхнего Поволжья.

Определенные различия имеются и по количеству видов в 10 ведущих семействах (табл. 2). Так, наименьшее число видов сем. *Cyperaceae* на средних реках связано с отсутствием во флоре последних пойменно-луговых видов и видов низинных болот (*Carex cespitosa* L., *C. cinerea* Poll., *C. diandra* Schrank., *C. elongata* L. и др.). Заметно меньше представителей *Potamogetonaceae* и *Ranunculaceae* распространено на ручьях, что является следствием маловодности и низкой освещенности этих водотоков. Например, из рдестов на ручьях распространены только *Potamogeton alpinus, P. berchtoldii* Fieb. — виды евтрофных болот и связанных с ними водотоков и экологически пластичный *P. natans*. Во флоре средних рек нами отмечено всего 6 видов *Salix* в отличие от 12 и 14 видов и гибридов на ручьях и малых реках соответственно. Во флоре последних больше болотных и пойменных видов ив (*Salix aurita* L., *S. fragilis* L., *S. pentandra* L., *S. starkeana* Willd. и др.). Видов из сем. *Juncaceae* в 2 раза больше на ручьях и малых реках, чем на средних, так как на последних не обнаружены свойственные травяным болотам виды этого семейства (*Juncus conglomeratus* L., *J. effusus* L., *J. filiformis* L. и др.). *Epilobium roseum*, представитель сем. *Onagraceae*, встречается только на ручьях, поэтому и разнообразие кипрейных выше именно на них. Наибольшее количество видов *Sparganiaceae* распространено на малых реках, так как здесь обнаружены представители как водных, так и водно-болотных экосистем, например *Sparganium minimum*.

Своеобразие водотоков каждого типа определяется также встречаемостью видов (табл. 3). Очень часто встречаются на ручьях только *Filipendula denudata* (J. et C. Presl) Fritsch; на малых реках — *Equisetum fluviatile, Sparganium emersum, Phalaroides arundinacea*; на средних — *Nuphar lutea, Potamogeton perfoliatus, Scirpus lacustris, Alisma plantago-aquatica, Sagittaria sagittifolia, Butomus umbellatus* и др. Среди часто встречаемых видов отметим для ручьев *Galium palustre* L., *Solanum dulcamara* L.; для малых рек — *Nuphar* × *spenneriana* Gaudin, *Elodea canadensis* Michx., *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk., *Scirpus sylvaticus* L.; для средних рек — *Myriophyllum spicatum, Potamogeton* × *decipiens, P. lucens, P. natans, P. pectinatus, Persicaria amphibia.* Умеренная встречаемость на ручьях присуща, например, *Cardamine amara* L., *Carex rostrata* Stokes, *C. vesicaria* L., *Equisetum palustre, Typha latifolia* L., *Poa palustris* L., *Lysimachia nummularia* L. и др.; на малых реках — *Potamogeton pectinatus, Scirpus lacustris, Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Lythrum salicaria* L. и др.; на средних — *Nymphaea alba, N. candida, Persicaria amphibia, Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb, *Hippuris vulgaris* L., *Sparganium erectum* и др. В группе изредка встречаемых видов выделим для флоры ручьев *Potamogeton berchtoldii, Cicuta virosa* L., *Calla palustris* L., *Comarum palustre* L., *Glyceria notata* Chevall.; для малых рек — *Batrachium trichophyllum* × *B. kauffmannii, Fontinalis antipyretica* Hedw., *Potamogeton friesii* Rupr.; для флоры средних рек — *Batrachium kauffmannii, Ceratophyllum demersum, Potamogeton alpinus, Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Solanum dulcamara.* Из группы редких видов для ручьев необходимо упомянуть *Riccia fluitans* L., *Carex rhynchophysa* C A. Mey., *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv., *Epilobium roseum, Persicaria maculata* (Rafin.) A. et D. Löve; для малых рек — *Nuphar pumila, Potamogeton praelongus, P. trichoides* Cham. et Schlecht., *Utricularia vulgaris* L., *Callitriche hermaphroditica* L., *Sparganium minimum, Iris pseudacorus* L. и для средних — *Batrachium circinatum* × *B. trichophyllum, Potamogeton crispus, P. lucens* var. *longifolius* (Gay) Cham. et Schlecht., *P.* × *zizii, Utricularia australis* R. Br., *Persicaria lapathifolia* (L.) S. F. Gray. Среди очень редких видов, встреченных на отдельных водотоках, особенно интересны *Sparganium glomeratum, Calamagrostis phragmitoides* для флоры ручьев; *Potamogeton lacunatus, P. obtusifolius, P.* × *cognatus, P.* × *meinshausenii, Sparganium neglectum Eleocharis austriaca, Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link для флоры малых рек; *Batrachium circinatum, Elatine triandra* Schkuhr, *Potamogeton* × *sparganiifolius, Typha angustifolia* L., *Eleocharis uniglumis* и *Epilobium nervosum* Boiss. et Buhse для флоры средних рек.

Рассматривая экологические спектры флор разных типов водотоков, можно заметить некоторые различия (табл. 4). Так, наименьшее количество гидрофитов наблюдается во флоре ручьев, что естественно связано с маловодностью и частым пересыханием этих водотоков. Видов, относящихся к группам гигрогелофитов и гигрофитов, больше встречено на ручьях и малых реках, нежели на средних. Объясняется это тем, что берега данных водотоков невысокие, часто заболоченные, что позволяет растениям вышеназванных групп заходить в воду.

По географической структуре флоры разных типов водотоков очень сходны (табл. 5, 6). Можно лишь отметить, что во флоре ручьев немногочисленны виды широкого распространения — плюризональные и плюрирегиональные, которые представлены настоящими водными растениями (гидрофитами). Во флоре средних рек слабо представлены европейские и европейско-западно-сибирские виды, принадлежащие большей частью к прибрежно-водным растениям (гигрогелофитам и гигрофитам).

Важной отличительной чертой исследуемой флоры является большое количество гибридных форм (19 таксонов, составляющих 7.9 % от состава флоры) в родах *Potamogeton* L. (6 таксонов), *Carex* L. (4), *Salix* L. (4), *Batrachium* (DC.) S. F. Gray (2), *Nuphar* Smith (1), *Alnus* Hill (1) и *Glyceria* R. Br. (1). В гибридные таксоны мы включаем весь спектр потомков от известной пары родительских видов.

На наш взгляд, достаточно широкое распространение и обилие в местонахождениях гибридных растений связано с географическими особенностями и свойствами водотоков, а также с различного рода антропогенными нарушениями. Высокая частота встречаемости и обилие особенно характерны для гибридных форм гидрофитных растений, поэтому остановимся на них детальнее.

Гибридные рдесты нами встречены на 13 наиболее крупных реках. Найдены растения следующих таксонов: *Potamogeton* × *cognatus* (р. Чеснава), *P.* × *decipiens* (реки Сить, Корожечна, Нерль, Сабля, Ухра, Ухтома, Согожа, Сога. Шулма и Андога), *P.* × *meinshausenii* (р. Реня), *P.* × *nitens* (реки Ухра, Ухтома, Кештома, Андога и Шулма), *P.* × *sparganiifolius* (р. Андога) и *P.* × *zizii* (реки Ухра, Сога и Андога). Из них только *P.* × *meinshausenii*, кальцефильный вид, отмеченный на р. Рене, занимает характерные для него местообитания с холодной, чистой водой, богатой кальцием. Этот рдест, как указывал С. В. Юзепчук (Список..., 1955), является древним реликтовым видом, возможным предком которого была одна из вымерших форм *P. vaginatus* Turcz. Находки остальных видов связаны с местообитаниями, нарушенными человеком (последствия лесосплава и строительства прудов, влияние подпоров водохранилищ).

По-видимому, эти нарушения способствовали тому, что *Potamogeton* × *cognatus, P.* × *decipiens, P.* × *nitens, P.* × *sparganiifolius* и *P.* × *zizii* нашли в данных экотопах рек Верхнего Поволжья свои экологические ниши. В зоне влияния подпора водохранилища, где создаются сложные условия обитания, связанные с колебаниями уровня воды и скорости течения (растения живут в условиях, характерных то для водотока, то для водоема), отмечены *Potamogeton* × *cognatus* в р. Чеславе и *P.* × *decipiens* в р. Корожечне. Остальные находки локализованы на тех водотоках Первомайского, Пошехонского, Некоузского, Рыбинского и Переславского районов Ярославской обл.

и Кадуйского р-на Вологодской обл., на которых в то или иное время проводились лесосплавные работы, создавались различного назначения пруды (Сердитов, 1957; Крайнер, Студенов, 1959; Ресурсы..., 1972), изменяющие растительные сообщества и их местообитания коренным образом. Здесь во многих местах некоторые гибридные рдесты образуют значительные заросли, часто доминируют среди других видов рдестов, что говорит об их экологической активности в нарушенных сообществах. Наиболее ярко подобные свойства проявляют *Potamogeton* × *decipiens* и *P.* × *nitens.*

Таким образом, гибридные растения занимают свободные новые экониши, образующиеся при нарушении естественных сообществ. По В. Гранту (1984), в замкнутом стабильном сообществе для образующихся время от времени гибридных зигот подходящих местообитаний нет, стабилизирующий отбор элиминирует их почти сразу же после их появления, но в тех местах, где естественное сообщество нарушается, создаются новые свободные местообитания, которые и занимают гибридные растения. Иными словами, изоляция, создаваемая средой, подавляет гибридизацию между совместимыми друг с другом видами в стабильном замкнутом сообществе, но в открытом местообитании она частично утрачивает свою эффективность.

Ранее на территории России популяции гибридных рдестов в пионерных экотопах отмечали А. Н. Краснова и А. И. Кузьмичев (1990) для озер Северо-Двинской системы. Рдестовые гибриды в массе приведены также европейскими исследователями, что очевидно для столь цивилизованных стран с дефицитом ненарушенных водоемов и водотоков.

Важно отметить, что такие рдесты, как *Potamogeton* × *decipiens, P.* × *nitens* и *P.* × *zizii*, имеют черты уже сложившихся молодых видов; это выражается в достаточной морфологической стабильности и способности давать семена, хоть и частично стерильные.

Следующим родом, отличающимся высокой встречаемостью гибридных форм (на 20 реках), их полиморфизмом и значительностью площади зарослей в местонахождениях, является *Batrachium.* Объяснение этому видится как в нарушенности рек, так и главным образом в географических особенностях водотоков и своеобразии экотопов, в основном представленных перекатными участками рек с сильным течением и песчано-каменистыми грунтами, с подвижными и неустойчивыми условиями среды, создающими мозаику местообитаний. Все популяции *Batrachium circinatum* × *B. trichophyllum* отмечены в устьевых, подпоровых участках рек с промежуточными «озерно-речными» условиями и включают достаточно морфологически однородные растения. Популяции *Batrachium trichophyllum* × *B. kauffmannii* характерны для малых рек, нарушенных в незначительной степени. Возникновение этого гибрида мы связываем с интрогрессией, так как *Batrachium trichophyllum* в хорологическом аспекте — вид приморских областей, *B. kauffmannii* — континентальных (Иванова, 1996), а территория Верхне-Волжского района располагается в зоне переходного атлантико-континентального климата (Алисов, 1956; Ресурсы..., 1973). Растения *Batrachium trichophyllum* × *B. kauffmannii* довольно полиморфны, что говорит о разнообразии условий среды, позволяющих закрепляться растениям всего спектра расщеплений. М. Г. Попов (1925 : 32) по этому поводу писал: «Вся эта пестрота форм прекрасно соответствует картине расщепления после скрещивания двух или немногих хорошо отличимых видов... В природе обычно происходит очень быстрое элиминирование таких расщепляющих гибридов путем отбора.. На вечно меняющемся подвижном субстрате, где на небольшой площади создаются разнообразнейшие условия жизни, при отсутствии социального покрова, любая из комбинаций скрещивания находит подходящую для нее и свободную площадь субстрата». Получается, что шелковники гибридного комплекса *Batrachium trichophyllum* × *B. kauffmannii* возникли вследствие интрогрессивной гибридизации и являются естественным продуктом своих местообитаний. Растения, принадлежащие, видимо, к этому гибридному комплексу, отмечены С. В. Ивановой (1996), но отнесены ею к формам *Ranunculus* *kauffmannii* Clerc (= *Batrachium kauffmannii*), хотя она отмечает нехарактерную для этого вида темно-зеленую окраску побегов.

Nuphar × *spenneriana* — гибридогенный вид, возникший после скрещивания *N. pumila* и *N. lutea*, очень характерен для малых рек (встречен на 40 реках). Видимо, этот вид занял промежуточную, «гибридную», по Гранту (1984), эконишу. Так, оксифильный вид *N. pumila*, широко распространенный в прошлом, в настоящее время сохранился главным образом в водораздельных озерах дистрофного и олиготрофного статуса. *N. lutea*, наоборот, предпочитающий мезо- и евтрофные воды, занимает водоемы относительно низменных частей ландшафтов (крупные водотоки, их старицы и озера) (Heslop-Harrison, 1955; Beal, 1956; Hejný et al., 1982; Гейны и др., 1983). Возможно, последний вид в послеледниковое время вытеснил *N. pumila* из прежних мест обитания в ходе обогащения водоемов органическим веществом и снижения содержания кислорода в воде. В это же время *N.* × *spenneriana* мог закрепиться и расселиться в малых реках с мезотрофными водами, т. е. занять свободную эконишу. Подобный процесс рассматривают S. Hejny с соавт. (1982) для водоемов Южной Чехии.

Отметим, что появление гибридов *Alnus, Carex* и *Salix* мы также связываем с нарушенными местообитаниями. Эти растения встречены нами в небольших количествах по ручьям и малым рекам, подверженным антропогенным (мелиорация и гидростроительство) и зоогенным (бобровые поселения) воздействиям.

Таким образом, отличительными чертами флоры водотоков Верхнего Поволжья в целом являются большее видовое разнообразие, большее среднее число видов в семействах и в родах, более широкая зональная географическая представленность видов по сравнению с флорами водоемов той же территории, а также обилие гибридных форм и неоднородность из-за флористических различий разных типов водотоков в зависимости от специфических характеристик последних.

Выражаю искреннюю признательность В. Г. Папченкову, Л. И. Лисицыной и Е. В. Чемерис за ценные советы и критические замечания при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алиев Д. А. Зарастание рек в Ленкоранской низменности // Изв. АН АзССР. Сер. биол. науки. 1965. № 1. С. 25—28.

Алисов Б. П. Климат СССР. М., 1956. 128 с.

Бобров А. А., Папченков В. Г. Флора и интенсивность зарастания водотоков бассейна Рыбинского водохранилища в пределах Ярославской области // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям: Тез. докл. Борок. 1995. С. 12—14.

Бобров А. А. О гибридах во флоре рек Верхнего Поволжья // Тез. VI Молодеж. конф. ботаников в Санкт-Петербурге. СПб., 1997. С. 3—4.

Богачев В. В. Сообщества макрофитов р. Юхоть // Биология внутренних вод. Информационный бюллетень. Л., 1989. № 81. С. 43—47.

Богачев В. В., Жабина М. А. Экологическое состояние реки Соть Ярославской области по гидроботаническим показателям // Водная растительность внутренних водоемов: Матер. 3-й конф. Петрозаводск, 1993. С. 27—28.

Гейны С., Соукупова Л., Томшовиц П. и др. Влияние эвтрофирования на развитие кубышки малой (*Nuphar pumila* (Timm) DC.) в прудах Южной Чехии и заливах северной части Ладожского озера // Гидробиологические процессы в водоемах. Л., 1983. С. 214—243.

Гецен М. В. О водной флоре притоков Печоры в области Тимана // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 7. С. 967—970.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Иванова С. В. Изменчивость и таксономия подрода *Batrachium* (DC.) Peterm. рода *Ranunculus* L. (*Ranunculaceae* Juss.) Европейской России и Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1996. 17 с.

Карандеева М. В. Геоморфология европейской части СССР. М., 1957. 315 с.

Клоков В. М. Характер зарастания вишою водяною рослинністю малих річок басейну Припяті та правобережних приток Київского водоймища // Проблемы малих річок України. Київ, 1974. С. 77—80.

Крайнер Н. П., Студенов Н. С. Реки и озера // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1. Природа. Ярославль, 1959. С. 215—263.

Краснова А. Н., Кузьмичев А. И. Флора озер Северо-Двинской водной системы // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 95—109.

Кузьмичев А. И., Экзерцев В. А., Лисицына Л. И. и др. Флора и растительность озер Ярославской области // Там же. 1990. С. 50—94.

Лисицына Л. И. Видовой состав растительности мелководий Рыбинского водохранилища // Там же. 1990. С. 110—119.

Ляшенко Г. Ф. Водная растительность р. Сутки // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1989. № 81. С. 40—43.

Новский В. А. Рельеф // Природа и хозяйство Ярославской области. Ч. 1. Природа. Ярославль, 1959. С. 142—173.

Папченков В. Г. Характеристика высшей водной растительности рек Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1982. 20 с.

Папченков В. Г. Зарастание рек Среднего Поволжья и связь его с условиями среды // Экология. 1985а. № 3. С. 20—27.

Папченков В. Г. О классификации макрофитов водоемов и водной растительности // Экология. 1985б. № 6. С. 8—13.

Папченков В. Г. Речная флора Среднего Поволжья // Флористические исследования в Поволжье и на Урале. Самара, 1993. С. 16—35.

Папченков В. Г., Бобров А. А., Чемерис Е. В. Флора водотоков бассейна Рыбинского водохранилища в пределах Ярославской области // Флора Центральной России: Матер. Рос. конф. (1—3 февр. 1995 г.). М., 1995. С. 41—43.

Попов М. Г. 10 лет работы в Средней Азии // Изв. Ин-та почвоведения и геоботаники Среднеазиат. ун-та. 1925. Вып. 1. С. 27—37.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 10. Верхне-Волжский район. Описания отдельных рек и озер. Л., 1972. 278 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 10. Верхне-Волжский район. Кн. 1. М., 1973. 476 с.

Сердитов С. Н. Внутренние воды // Природа Вологодской области. Вологда, 1957. С. 136—180.

Соколов Н. Н. Рельеф и четвертичные отложения // Там же. 1957. С. 58—93.

Список растений Гербария флоры СССР. 1955. Т. 13. Вып. 60. № 3901. С. 60—61.

Уртанс А. В. Исследования структуры высшей водной растительности малых рек юго-востока Латвии // Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря: Матер. 22-й науч. конф. по изучению водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1987. С. 201—202.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 236 с.

Юрцев Б. А. Общие задачи флористического изучения территории // Теоретические и методологические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 221—225.

Beal E. O. Taxonomic revision of the genus *Nuphar* of North America and Europe // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1956. Vol. 72. N 2. P. 317—346.

Bouxin G. La vegetation herbacee des ruisselets d'un massit boise sur roshes eodevoniennes en Belgique // Colloq. phytosociol. 1988. Vol. 15. P. 93—105.

Haslam S. M. River plants of Western Europe. Cambridge, 1987. 750 p.

Hejný S., Soukupová L., Tompšovic P., Ostrý I. Geobotanická studie stuliku malého, *Nuphar pumila* (Timm) DC. v jižnich Čechách // Sb. Jihočesk. muz. Česk. Budějov. Přír. vědy. 1982. Vol. 22. N 1. P. 3—20.

Heslop-Harrison Y., Nuphar Sm. // J. Ecol. 1955. Vol. 43. N 1. P. 342—364.

Webb D., Bates A. L. The aquatic vascular flora and plant communities along rivers and reservoirs of the Tennessee River system // J. Tenn. Acad. Sci. 1989. Vol. 64. N 3. P. 197—203.

Wiegleb G. Phytosociological study of the macrophytic vegetation of running waters in Western Lower Saxony (Federal Republic of Germany) // Aquat. Bot. 1983. Vol. 17. N 3-4. P. 251—274.

Wiegleb G., Kadono Y. Composition, structure and distribution of plant communities in Japanese rivers // Bot. Jarb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. 1988. Vol. 110. N 1. P. 47—77.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
Пос. Борок, Ярославская обл.

Получено 11 XI 1997

SUMMARY

The results of the investigation of flora in 110 watercourses of the Upper Volga region are given. The flora includes 241 species of vascular plants from 107 genera and 52 families. The analysis of systematics, ecological and geographical structure of the flora on the whole and floras of different types of watercourses in particular is made. The flora investigated characterised by the higher species diversity, larger average number of species in families and genera, wider zonal geographical representation of species and by richness of the hybrid forms as compared with flora of water reservoirs of the same territory.

УДК 581.526.33 (470.1/.25)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 1

© В. А. Смагин

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МОЧАЖИН, ЕРСЕЕВ И ОЛИГОТРОФНЫХ ТОПЕЙ БОЛОТ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ

V. A. SMAGIN. VEGETATION OF AAPA-MIRES, PALSA-BOGS (POOLS) AND OLIGOTROPHIC BOGS ON THE RUSSIAN EUROPEAN NORTH

Проведена классификация растительности болот Европейского Севера. Выделены 7 ассоциаций (22 субассоциации), 4 из них описаны только на северных болотах.

Ключевые слова: классификация, ассоциация, субассоциация, Север, болота.

Данная статья открывает серию статей по классификации растительности болот европейского севера России, проведенной на основании материалов, собранных за время работы Болотного экспедиционного отряда Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. В ней говорится об олиготрофной и мезотрофной растительности сфагновых топей, мочажин верховых и аапа-болот, ерсеев бугристых болот. Согласно эколого-флористической классификации, эти сообщества относят к союзу Rhynchosporion albae Koch 26 порядка Scheuchzerietalia palustris Nordh. 36 класса Scheuchzerio-Caricetea nigrae. Классификация растительности сфагновых топей и мочажин верховых болот северо-запада России проведена ранее М. С. Боч (Боч, 1986; Боч, Смагин, 1993). В настоящей статье приведены результаты классификации растительности подобных местообитаний болот севера Европейской России. Необходимые для этой цели полевые исследования были проведены почти по всему региону от северо-восточной части Республики Коми до юго-западных районов Вологодской обл. и от Мурманской обл. до западных склонов Урала.

Растительность сфагновых топей болот севера и северо-запада России имеет как много общего, так и существенные различия. Последние обусловлены различием во флористическом составе сообществ, вызванным тем, что по мере движения на север мы переходим северные границы ареалов одних видов и, наоборот, южные границы ареалов других. Изменения эти весьма существенны, часто происходит смена доминантных видов. Кроме того, по мере движения на север изменяется и характер самих болот, мы выходим за пределы зоны выпуклых верховых болот и попадаем в зону аапа-болот, а достигнув лесотундры, — и в зону бугристых болот. Растительность сфагновых топей болот севера России отличается бóльшим разнообразием по сравнению с болотами северо-запада. Всего нами здесь выделено 7 ассоциаций.

Асс. 1. Caricetum limosae Osvald 23

(Табл. 1, 2)

Диагностические виды: *Carex limosa*,[1] *Scheuchzeria palustris, Eriophorum vaginatum.*

Синонимы: Cuspidato-Scheuchzerietum Tx. 37, Cariceto-limosae—Scheuchzerietum palustris Libbert 32, Sphagno-Caricetum limosae Psrg. 78.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют, как правило, двухъярусное строение. В разреженном травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Eriophorum vaginatum, Scheuchzeria palustris, Carex limosa.* Иногда в сообществах субассоциаций sphagnetosum angustifolii и sphagnetosum fallacis в роли содоминанта пушицы отмечены *Chamaedaphne calyculata* и *Betula nana.* В этих же сообществах бывает выражен третий ярус из низкорослых трав и кустарничков *Rubus chamaemorus* и *Andromeda polifolia*.. Моховой, сфагновый ярус отличается большой сомкнутостью, представляя собой сплошной ковер, образованный одним либо, что реже, несколькими видами сфагновых мхов секции *Cuspidata.*

Систематика, география, экология. По признаку доминирования в эдификаторном моховом ярусе ассоциация подразделяется на субассоциации. Таких субассоциаций выделено 7. По виду-доминанту верхнего травяного яруса ассоциация подразделяется на фации. Всего выделено 3 фации.

Субасс. sphagnetosum majii (табл. 2). Сообщества отличаются маловидовым составом и разреженным травяно-кустарничковым ярусом, в котором заметен лишь вид-доминант, чаще всего топяная осока. К фации *Carex limosa* относятся 12 сообществ, к фации *Scheuchzeria palustris* — 10, к фации *Eriophorum vaginatum* — 6. Сообщества последней описаны в Холмогорском р-не Архангельской обл. (2) и в северо-восточной части Республики Коми (4), где располагаются в мочажинах и межкочьях верховных болот. Уровень воды лежит вблизи поверхности (–1—–3 см), глубина торфяной залежи варьирует от 2—2.5 м в Архангельской обл. до 0.5 м в Республике Коми. В обоих сообществах, описанных в Архангельской обл. отмечен *Rhynchospora alba*, редкий на болотах севера России (табл. 2). Сообщества фации *Scheuchzeria palustris* описаны в Архангельской (4), Вологодской (3) областях и в юго-западной части Республики Коми (3), где располагаются в мочажинах верховых болот. Уровень воды лежит близко к поверхности (–2—–7 см), мощность торфяной залежи варьирует от 1.5 до 3.5 м. Сообщества фации *Carex limosa* описаны на мочажинах верховых болот в восточной части Республики Коми. Для большинства из них характерно содоминирование шейхцерии и пушицы с осокой топяной. Уровень воды лежит на глубине –2—–12 см, мощность торфяной залежи варьирует от 0.5 до 3 м. Кустарнички в сообществах субассоциации практически отсутствуют. Моховой ярус монодоминантный, лишь на востоке Республики Коми заметна примесь *Sphagnum fallax.*

Субасс. sphagnetosum cuspidati (табл. 2). Для болот европейского севера России она нехарактерна, нами описано всего лишь 2 сообщества в Белозерском р-не Вологодской обл. (летом 1996 г. встречена на болотах Большого Соловецкого о-ва). Они располагаются в мочажинах верховых болот, где уровень воды лежит на глубине –5—–12 см. В обоих описаниях отмечен вид, не характерный для болот севера, — *Rhynchospora alba.* Доминантом травяного яруса является *Scheuchzeria palustris.*

Субасс. sphagnetosum baltici (табл. 2). Широко распространена на болотах европейского севера России в пределах таежной зоны. По доминанту травяного яруса подразделена на 2 фации, сообщества которых отличаются также и по строению, и по степени обводненности экотопа. К фации *Scheuchzeria palustris* отнесено 16 описаний, сделанных в Архангельской (9), Вологодской (4), Мурманской (1) областях и в юго-западной части Республики Коми (2). Ее сообщества отличаются маловидовым составом; простым двухъярусным строением. Оба яруса — монодоми-

---

[1] Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

ТАБЛИЦА 1

Ассоциации союза Rhynchosporion albae Koch 26 на болотах севера Европейской России

Вид	Ассоциация								
	1			2	3	4	5	6	7
Число описаний	94	38	17	5	17	14	14	14	13
Eriophorum vaginatum	V 2	IV +	V 1	IV 1	V 1	V 1		II +	++
Scheuchzeria palustris	I +	V 2	IV 1	V 1	II +	I +	++		II +
Carex limosa	II +	III 1	V 2	IV 1			I +	III 1	I +
Rhynchospora alba	+	I +	++	V 3	I +				
Baeothryon cespitosum	+		r +		V 2	II 2	I +		II +
Carex rariflora					II +	V 2		++	II +
C. rotundata	r +		+		++	I 1	V 2	III +	++
Eriophorum russeolum			I +			II +	III 1	V 2	II 1
E. polystachion	r +	r +	++		II +	++	++	I +	V 2
D. Oxycocco-Sphagnetea									
Andromeda polifolia	V 1	IV 1	IV +	V 1	V 1	V 1	IV +	IV +	III +
Oxycoccus palustris	V 1	IV +	IV +	V 1	IV +	III +	I +	II +	III +
O. microcarpus	++	I +	I +		II +	II +			++
Drosera rotundifolia	II +	II +	II +	IV 1	III +	III +	++		I +
Carex pauciflora	II +	+	++	II +	I +				
Rubus chamaemorus	II 1	+	++		IV +	III 1	III +	I +	I +
Empetrum nigrum	+				III +	III +	++	++	
Vaccinium uliginosum	II +				III +	II +			
Chamaedaphne calyculata	IV 1	III +	III +	I +				I +	
Sphagnum magellanicum	IV 2	II 1	II +	III 1	I +	I +	++		
S. angustifolium	III 4	II 2	++			++		++	
S. fallax	II 3	I 2	II 2						
D. Rhynchosporion albae									
Drosera anglica	+	III +	III +	V 1	III +	III +	++		
Sphagnum majus	+ 1	II 3	V 4	III 4	+ 1	I 2	II 3	IV 4	II 1
S. balticum	II 2	III 4		IV 5	III 2	IV 4	I 1		I 2
S. lindbergii	+ 1				IV 4	III 4	V 5	IV 4	V 5
D. Caricion lasiocarpae									
Carex lasiocarpa	r +	+	++		I +				
C. rostrata	r +	r +	I +		I +		++	++	II +
Menyanthes trifoliata	r +	I +	II +	II 1			II +	I +	II 1
Equisetum fluviatile		+							++
Drosera obovata	r +	r +		II +			II +	II +	++
Sphagnum riparium							II 1	II 1	

Примечание. Ассоциации: 1 — Caricetum limosae, 2 — Sphagno-Rhynchosporetum albae, 3 — Sphagno-Baeothryetum cespitosae, 4 — Caricetum rariflorae, 5 — Sphagno-Caricetum rotundatae, 6 — Sphagno-Eriophoretum russeolii, 7 — Sphagno-Eriophoretum polystachii. В табл. 1—3 римскими цифрами обозначены классы постоянства, арабскими — среднее проективное покрытие, %.

нантные. Располагаются они в мочажинах верховых болот, уровень воды в которых лежит на глубине –2—–10 см, мощность торфяной залежи варьирует от 0.8 до 8 м. Фация *Eriophorum vaginatum* представлена 20 описаниями, сделанными в Архангельской (10), Вологодской (7), Мурманской (1) областях, а также в восточной (1) и юго-западной (1) частях Республики Коми. Она встречена на менее обводненных мочажинах верховых болот, где уровень воды находится на глубине –7—–25 см.

Мощность торфяной залежи варьирует от 0.75 до 2.5 м. Сообщества фации отличаются большей сомкнутостью и видовой насыщенностью. Покрытие травяно-кустарничкового яруса в ряде сообществ достигает 50 %, в роли содоминанта часто оказывается *Chamaedaphne calyculata*. Здесь, как правило, выражен и второй, нижний травяно-кустарничковый ярус из *Andromeda polifolia, Oxycoccus palustris, Rubus chamaemorus*. Сплошной моховой ковер образует вид-эдификатор при небольшой, но постоянной примеси *Sphagnum magellanicum*, а в ряде сообществ и *S. fuscum*.

Субасс. sphagnetosum lindbergii (табл. 2). Представлена 10 описаниями, половина которых относится к фации *Eriophorum vaginatum*, другая половина — к фации *Carex limosa*. Сообщества последней описаны в северо-восточной части Республики Коми и в Архангельской обл. (Плесецкий и Пинежский районы) в мочажинах олиготрофных болот с уровнем воды –2—–10 см. Сообщества фации *Eriophorum vaginatum* описаны также на северо-востоке Республики Коми и в Вологодской обл. (Вытегорский и Белозерский районы). Они встречены в мочажинах верховых болот и в межкочьях кочкарно-западинных комплексов окраин бугристых болот. Уровень воды находится на глубине –5—–20 см. Мощность торфяной залежи варьирует от 0.5 до 3 м. Сообщества маловидовые, монодоминантные, разреженные.

Субасс. sphagnetosum jensenii (табл. 2). Представлена всего 2 описаниями (отнесены к фации *Scheuchzeria palustris*), сделанными в восточной приуральской части Республики Коми в мочажинах верховых болот. Уровень воды в них –5—–12 см, мощность торфяной залежи около 4 м. Оба яруса монодоминантные, *Sphagnum jensenii* образует сплошной ковер.

Субасс. sphagnetosum fallacis (табл. 2). Представлена 27 описаниями, большая часть которых относится к фации *Eriophorum vaginatum*, меньшая — к фации *Scheuchzeria palustris*. К последней отнесено 5 описаний, сделанных в Архангельской (2), Вологодской (2) областях и в восточной части Республики Коми (1). Эти сообщества занимают участки топи в прибрежных частях болот, где уровень воды –3—–18 см. Мощность торфяной залежи от 1 до 3.5 м. Сообщества этой фации маловидовые и монодоминантные. Сообщества фации *Eriophorum vaginatum* описаны в Архангельской (5), Вологодской (5) областях, в восточной (9), северо-восточной (2) и юго-западной (1) частях Республики Коми. Они занимают обширные участки топей, межкочья в кочкарно-топяных комплексах и мочажины верховых болот. Уровень воды варьирует от –1 до –25 см, но чаще лежит на глубине –8—–12 см. Мощность торфяной залежи, как правило, не превышает 2 м. Сообщества фации более сомкнутые, имеют в своем составе больше видов, чем в сообществах с доминированием топяной осоки, а также в сообществах всех ранее рассмотренных субассоциаций. Высоким постоянством отличаются *Andromeda polifolia, Oxycoccus palustris, Chamaedaphne calyculata. Rubus chamaemorus* характерен только для сообществ, встреченных в приуральской лесотундре. Моховой ярус образует *Sphagnum fallax* с частой примесью *S. angustifolium* и *S. magellanicum*.

Субасс. sphagnetosum angustifolii (табл. 2). По составу и строению сообществ, по занимаемым экотопам сходна с предыдущей. Бóльшая часть описаний также относится к фации *Eriophorum vaginatum*, меньшая — к фации *Scheuchzeria palustris*. Последняя представлена 5 описаниями, сделанными в Вологодской обл. (4) и в восточной части Республики Коми (1), в топях прибрежных частей болот. Уровень воды лежит на глубине –2—–10 см. Мощность торфяной залежи достигает 4 м. В травяно-кустарничковом ярусе содоминантом шейхцерии часто служит *Chamaedaphne calyculata*, в моховом ярусе содоминантом является *Sphagnum magellanicum*. К фации *Eriophorum vaginatum* относится 41 описание. Почти половина из них сделана в Вологодской обл. (19); кроме того, она описана в Архангельской (12) и Мурманской (2) областях, в восточной (2) и юго-западной (6) частях Республики Коми. Эти сообщества занимают обширные ровные топяные участки болот, межкочья и низкие кочки в кочкарно-топяных комплексах, мочажины (часто на подсушенных участках) верховых болот. Их отличает еще бóльшая сомкнутость и видовая насыщенность, чем сообщества предыдущей субассоциации. Здесь большим постоянством наряду с

ТАБЛИЦА 2

Ассоциации Caricetum limosae и Sphagno-Rhynchosporetum albae на болотах севера России

Вид	Caricetum limosae (1)													Sphagno-Rhynchosporetum albae (2)	
	Фации														
	Eriophorum vaginatum					*Scheuchzeria palustris*						*Carex limosa*			
	Субассоциация														
	а	*в*	*г*	*д*	*е*	*а*	*в*	*б*	*д*	*е*	*ж*	*а*	*б*	*а*	*в*
Число описаний	6	20	5	22	41	10	16	2	5	5	2	12	5	2	3
D. ass.															
Eriophorum vaginatum	V 2	V 2	V 2	V 2	V 2	IV 1	IV 1		IV +	III +	III +	V 1	III +	III 1	IV +
Scheuchzeria palustris	II 1	II 1		II +	r +	V 2	V 2	V 2	V 2	V 2	V 2	V 1	I 1	V 1	IV 1
Carex limosa	I +	II +	I +	III +	r +	III 1	III 1	V 1	III +	III 1		V 1	V 2	III +	IV 1
Rhynchospora alba	II +						++	V 1		I 1		++	I +	V 2	V 3
D. Oxycocco-Sphagnetea															
Andromeda polifolia	III +	V 1	III 1	V 1	V 1	IV 1	IV 1	III +	IV +	V 1	III +	IV +	III +	V 1	IV 1
Oxycoccus palustris	I +	V 1	II +	V 1	V 1	IV +	IV +	III +	IV 1	V 1	V +	V +	I +	V 1	V 1
Chamaedaphne calyculata		IV 1	II +	V 1	V 1	II +	IV +	III +	IV 1	V 1		III +	II +	III +	
Betula nana	III +	++	II +	III 1	II 1	++	++		III +			I +	III +	III +	
Rubus chamaemorus		III 1	II +	I 1	III 1	++						++	I +		
Vaccinium uliginosum		II +		I +	III 1							++			
Ledum palustre		I +	I +		II +							++			
Empetrum nigrum		I +			I +		++								
Carex pauciflora	I +	II +		II 1	II +		++					++	I +		
Polytrichum alpestre		II +		II +	III 1				II 1	III +		++			
Sphagnum magellanicum	I +	IV 2	I 1	IV 2	V 2	III +	II 1	III +		V 2		II +	I 1	III 2	II +
S. fuscum		II 1			II 2					I 1			I 1		
Oxycoccus microcarpus		II +			I +		I +					++	II +		
D. Caricion lasiocarpae															
Menyanthes trifoliata			I +	++	I 1				III 1	I +		II +	II +	III 1	II 1
Utricularia intermedia										I +		++			

Carex lasiocarpa				+ 1			++			I +		++			
C. rostrata				++	I +	++						++	III +		
C. chordorrhiza			I +	++						I +		++			
Equisetum fluviatile						++				I +					
D. subass.															
Sphagnum majus	V 5			++		V 5				I 2		V 5	II 2	V 5	
S. balticum	I 1	V 5	I 1		r +	++	V 5	III 2							V 5
S. lindbergii	I 2	++	V 5		r +								V 5		
S. cuspidatum		++					+ 1	V 5					I 2		
S. fallax	II 2			V 5	+ 1	+1			V 5			II 2	I 1		
S. angustifolium		+ 1		III 2	V 5		++		II 1	V 5		++			
S. jensenii											V5				
Прочие виды															
Drosera rotundifolia		III +	I +	II +	II +	IV +	II +	III +	II +			III +	I +	III 1	IV 1
D. anglica	II +	I +				IV +	III +	III 1		I +	III+	IV +	I +	III +	V 1
Sphagnum papillosum	II 1	+ 1					++					III 1		III 1	II +

Примечание. Субассоциации: *а* — sphagnetosum majii, *б* — sphagnetosum cuspidati, *в* — sphagnetosum baltici, *г* — sphagnetosum lindbergii, *д* — sphagnetosum fallacis, *е* — sphagnetosum angustifolii, *ж* — sphagnetosum jensenii.

клюквой, подбелом и кассандрой отличаются *Rubus chamaemorus* и *Betula nana*. В формировании мохового яруса принимает участие (покрытие 5—30 %) *Sphagnum magellanicum*, а в ряде сообществ — *Sphagnum fuscum* и *Polytrichum alpestre*.

Сообщества всех субассоциаций широко распространены на болотах региона, располагаются на сходных экотопах; но все же их можно рассматривать как ступени в экологическом ряду растительности, проведенном по степени обводненности местообитания. Сообщества субассоциаций sphagnetosum majii, sphagnetosum lindbergii, sphagnetosum cuspidati располагаются в наиболее обводненных местообитаниях, субасс. sphagnetosum baltici — в менее обводненных мочажинах и сфагновых топях. Сообщества субассоциаций sphagnetosum fallacis и sphagnetosum angustifolii занимают участки ровных сфагновых топей, межкочья в кочкарно-топяных комплексах, мочажины на подсушенных болотах и реже мочажины ненарушенных болот. Им свойственны заметно менее обводненные местообитания, и они несут переходные черты к растительности класса Oxycocco-Sphagnetea.

Существенных отличий от сообществ, описанных на болотах северо-запада, в сообществах ассоциации, встреченных на болотах европейского Севера, не отмечено. Заметно лишь отсутствие *Rhynchospora alba*. Ассоциация связана с определенным типом болот — верховыми сфагновыми грядово-мочажинными болотами, но встречается и севернее зоны их распространения — на границе таежной и лесотундровой зоны в краевых частях бугристых болот.

Асс. 2. Sphagno-Rhynchosporetum albae Osvald 23 emend Koch 26

(Табл. 1, 2)

Диагностический вид: *Rhynchospora alba*.

Синонимы: Rhynchosporetum Paul 10, Rhynchosporetum albae Koch 26, Sphagno-Rhynchosporetum albae Steffen 31.

Морфология. Ассоциация также имеет двухъярусное строение. Верхний травяной ярус сложен из очеретника белого, имеющего здесь покрытие от 5 до 25 %. Участие остальных трав и кустарничков в образовании яруса незначительно. Моховой ярус моновидовой, образован двумя видами сфагнов — *Sphagnum majus* и *S. balticum*.

Систематика, география, экология. Ассоциация для болот севера России не характерна. Встречена лишь в западной части Архангельской обл., где представлена 5 описаниями. По доминанту мохового яруса подразделена на 2 субассоциации.

Субасс. sphagnetosum majii (табл. 2). Описана дважды: в Холмогорском р-не в мочажине верхового болота встречено сообщество, состоящее из традиционного набора олиготрофных трав и кустарничков, в моховом ковре которого есть вкрапления печеночного мха *Cladopodiella fluitans*; в Вельском р-не ее сообщество занимает участок верхового болота, пересекаемого внутризалежным водотоком, что придает ему более мезотрофный характер (отмечена вахта). Уровень воды –2— –6 см.

Субасс. sphagnetosum baltici (табл. 2). Ее сообщества дважды описаны на мочажинах верховых болот в Холмогорском р-не и один раз в Вельском, рядом со сходным по составу видов (кроме вида-эдификатора) сообществом предыдущей субассоциации. Уровень залегания грунтовых вод тот же, мощность торфяной залежи варьирует от 0.8 до 3.5 м.

Ассоциация встречается в сильно обводненных мочажинах и проточных топях верховых болот в западной части региона, в пределах таежной зоны. Находится на границе своего ареала и широкого распространения не имеет. Представлена здесь меньшим числом субассоциаций, чем на болотах северо-запада.

Асс. 3. Sphagno-Baeothryetum cespitosae nom. nov.
(Табл. 1, 3).

Диагностический вид: *Baeothryon cespitosum*.

Синонимы: Rhynchosporeto-Baeothryetum cespitosi Boch, Smagin 87.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют разреженный травяной ярус, образованный *Baeothryon cespitosum*, которому часто содоминирует *Eriophorum vaginatum*, и сомкнутый моховой — сфагновый, иногда с примесью печеночного мха *Cladopodiella fluitans*.

Систематика, экология, география. Ассоциация насчитывает 16 сообществ, описанных в Мурманской и Архангельской областях. По признаку доминирования в эдификаторном моховом ярусе подразделена на 3 субассоциации.

Субасс. sphagnetosum lindbergii (табл. 3). К ней относится бóльшая часть описаний ассоциации — 10. Из них 7 сделано в Терском и 1 в Кировском районах Мурманской обл., 2 — в Холмогорском р-не Архангельской обл. Главным местообитанием ее сообществ служат можачины верховых грядово-мочажинных болот. Уровень воды в них лежит на глубине –2— –20 см. Мощность торфяной залежи в Мурманской обл. 0.5—1 м, в Архангельской — 3—3.5 м. Покрытие травяно-кустарничкового яруса 8—15 %, моховой ярус сомкнутый, кроме доминанта в нем заметны *Sphagnum papillosum* и *Cladopodiella fluitans*.

Субасс. sphagnetosum baltici (табл. 3). Представлена 2 описаниями, одно из которых сделано в Холмогорском р-не Архангельской обл., другое — в Терском р-не Мурманской обл. Во всем подобна предыдущей субассоциации, отличаясь только доминантом мохового яруса.

Субасс. sphagnetosum compacti (табл. 3). Представлена 3 описаниями, сделанными в Кировском (2) и Терском (1) районах Мурманской обл. Занимает иные местообитания — низкие гряды аапа-болот, где уровень воды лежит глубже 25 см. Мощность торфяной залежи 0.3—1.3 м. Травяной ярус монодоминантный и более сомкнутый. Покрытие пухоноса 15—25 %. В составе сообществ встречаются мезотрофные виды — *Carex lasiocarpa, Molinia caerulea*. Кроме доминанта в моховом ярусе бывают заметны *Sphagnum balticum, S. russowii*.

Ассоциация характерна для болот европейского Севера. На северо-западе она не встречена. Основным ее местообитанием служат мочажины верховых болот, находящихся вблизи северной границы своего распространения в подзоне северной тайги. Встречена и на аапа-болотах. Причем распространены ее сообщества в западной части рассматриваемого региона.

Асс. 4. Caricetum rariflorae Fries 13

(Табл. 1, 3)

Диагностический вид: *Carex rariflora.*

Синонимы: Carex rariflora—Sphagnum lindbergii—Weissmoor Kalela 39, Sphagnum dusenii—lindbergii—reiche Carex rariflora—Ass. Nordh.

Морфология. Ассоциация имеет все то же двухъярусное строение. Травяно-кустарничковый ярус с покрытием 8—25 % образован *Carex rariflora* при постоянном участии, а часто при содоминировании *Eriophorum vaginatum.* Моховой ярус сплошным ковром покрывает поверхность торфа. Часто бывает выражен и второй надпочвенный травяно-кустарничковый ярус из подбела и морошки.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 14 описаниями, сделанными в Терском р-не Мурманской обл. Ее сообщества располагаются в мочажинах грядово-мочажинных олиготрофных комплексов поморского типа (Цинзерлинг, 1938) и в топях между буграми мелкобугристых болот. *Carex rariflora* является видом, фитоценотически замещающим *C. limosa.* Поэтому сходств между соответствующими ассоциациями много, но не меньше и различий. В составе сообщества Caricetum rariflorae отсутствуют *Chamaedaphne calyculata, Rhynchospora alba, Carex limosa* и, наоборот, встречаются и отличаются постоянством *Oxycoccus microcarpus, Empetrum hermaphroditum, Sphagnum lindbergii.* По доминантам мохового яруса ассоциация подразделяется на 3 субассоциации: субасс. sphagnetosum baltici (6 описаний), субасс. sphagnetosum majii (1), субасс. sphagnetosum lindbergii (7), по остальным признакам их сообщества практически ничем не отличаются друг от друга. Уровень воды лежит на глубине 3—15 см. Торфяная залежь, что характерно для болот Терского берега (Боч, 1989), отличается малой мощностью (0.5—1 м.)

Ассоциация характерна для северных болот, находящихся в пограничной полосе между таежной и лесотундровой зонами.

Асс. 5. Sphagno-Caricetum rotundatae ass. nov.

(Табл. 1, 3)

Диагностический вид: *Carex rotundata.*

Синонимы: Sphagnum lindbergii — reiche Carex rotundata ass. Nordh. 26, Carex rotundata—Sphagnum lindbergii — soz. Kalliala 39.

Морфология. Ассоциация имеет двухъярусное строение. Эдификаторный моховой ярус образуют 3 вида сфагновых мхов — *Sphagnum lindbergii, S. majus, S. angustifolium.* Травяной ярус, имеющий покрытие 8—35 %, образован *Carex rotundata.* Кустарничков мало, они представлены единичными экземплярами *Andromeda polifolia* и *Betula nana.*

Систематика, экология, география. Ассоциация описана 14 раз: 6 описаний сделано в Мурманской обл. (бóльшая часть в Ловозерском р-не) и 8 — в северо-восточной части Республики Коми. Ее сообщества встречены на бугристых болотах в подзоне лесотундры и на самых северных окраинах подзоны северной тайги. По виду-доминанту мохового яруса в составе ассоциации выделено 3 субассоциации.

Субасс. sphagnetosum lindbergii (табл. 3). К ней относится бóльшая часть описаний ассоциации — 8, половина из которых сделана в Ловозерском р-не Мурманской обл., 2 — в Терском и 2 — на северо-востоке Республики Коми. Приурочена к плоским, ровным топяным участкам бугристых болот, где уровень воды лежит на 5—10 см ниже поверхности, а мощность торфяной залежи меньше 1 м.

ТАБЛИЦА 3

Ассоциации Sphagno-Baeothryon cespitosae (3),* Caricetum rariflorae (4), Sphagno-Caricetum rotundatae (5), Sphagno-Eriophoretum russeolii (6), Sphagno-Eriophoretum polystachii (7)

Вид	Ассоциация												
	3			4			5			6		7	
	Субассоциация												
	а	*б*	*г*	*в*	*б*	*а*	*а*	*в*	*д*	*а*	*в*	*а*	*г*
Число описаний	10	2	4	1	6	7	8	4	2	9	5	11	2
D. ass.				**									
Baeothryon cespitosum	V 2	V 2	V 3		II +	III +	II +					++	V 1
Carex rariflora	II +	III 1	II +	V 1	V 2	V 2				I +		++	III 1
C. rotundata	I +				II 1		V 2	V 2	V 3	II +	IV +	++	
Eriophorum russeolum					I +	III 1	III +	III 1	V 1	V 2	V 2	II 1	
E. polystachion	II 1		III +		I +		I +			II 1		V 2	V 2
D. Oxycocco-Sphagnetea													
Andromeda polifolia	V 1	V 1	IV 1	V +	V 1	V 1	IV +	IV 1	V 1	IV +	III +	III +	V 1
Oxycoccus palustris	IV +	V 1	III +	V +	III +	II +	II +			III +		II +	V +
Eriophorum vaginatum	V 1	V 1	V1	V 1	V 1	V 1				I +	III +	++	
Betula nana	IV +	III +	IV 1		II +	III +	III +	IV +	V 1	II +	I +	II +	III +
Rubus chamaemorus	IV +	V +	IV 1		IV 1	III 1	IV +		V 1		III +	I +	
Vaccinium uliginosum	III +	III +	IV 1		II +	III +	I +			I +			
Empetrum nigrum (hermaphroditum)	III +		V 1		IV +	II +							
Oxycoccus microcarpus	II +		IV +		II +	III +			V 1				III +
Sphagnum fuscum	I 1				I 1								
D. Caricion lasiocarpae													
Menyanthes trifoliata							I +	III +		I +	I +	II 1	III 1
Utricularia intermedia													
Carex lasiocarpa			III +										
C. rostrata	I 1		II +				I +			I +		I +	V 1
C. aquatilis					I +			II +		II +			
Sphagnum riparium							II 1	II +	V 1	II 1	I 2		

D. Rhynchosporion albae													
Rhynchospora alba	II +												
Drosera rotundifolia	IV +		II +		IV +	III +							V 1
D. anglica	III +	III +	II +	V +	II +	III +	I +						
Cladopodiella fluitans	III 1	V 2		V 1		II 1						I 1	V 1
D. subass.													
Sphagnum majus				V 5		I 1		V 5		II 2	V 5	+ 1	V 3
S. balticum	II 1	V 5	III 2		V 5	III 3	II 1		V 1			I 2	
S. lindbergii	V 5	III 2				V 5	V 5	IV 2		V 5		V 5	III 1
S. compactum			V 5					II 1					V 5
S. angustifolium									V 5				

Примечание. Субассоциации: *а* — sphagnetosum lindbergii, *б* — sphagnetosum baltici, *в* — sphagnetosum majii, *г* — sphagnetosum compacti, *д* — sphagnetosum angustifolii. * — номера ассоциаций соответствует таковым в тексте статьи, ** — в данном случае константность определена условно.

Субасс. sphagnetosum majii (табл. 3). Представлена 4 описаниями, сделанными на северо-востоке Республики Коми. Ее сообщества располагаются в умеренно обводненных мочажинах и межкочьях кочкарно-топяных комплексов. Уровень воды здесь лежит на глубине 10—15 см от поверхности, мощность торфяной залежи около 2 м.

Субасс. sphagnetosum angustifolii (табл. 3). Также описана на болотах северо-востока Республики Коми. Здесь встречено 2 сообщества, занимающих несколько иные местообитания, чем сообщества предыдущих субассоциаций. Они располагаются на невысоких (0.2 м) слабовыпуклых кочках и повышениях, лежащих среди плоских топяных участков бугристых болот, занятых сообществами субасс. sphagnetosum lindbergii. Уровень воды здесь находится на глубине 30 см. Для сообществ этой субассоциации характерен еще один, более низкий, травяно-кустарничковый ярус из морошки, подбела и мелкоплодной клюквы. В моховом ярусе роль содоминанта выполняет *Sphagnum russowii*. Эта субассоциация имеет переходные черты к растительности класса Oxycocco-Sphagnetea.

Ассоциация характерна для бугристых болот подзоны лесотундры и пограничной с ней полосы подзоны северной тайги, где занимает плоские топяные участки и низкие кочки среди их.

Асс. 6. Sphagno-Eriophoretum russeolii ass nov.
(Табл. 1, 3)

Диагностический вид: *Eriophorum russeolum.*

Морфология. Сообщества ассоциации имеют 2 монодоминантных яруса: травяной из *Eriophorum russeolum*, имеющий покрытие 8—20 %, и моховой из *Sphagnum lindbergii* или *S. majus*. Кустарничков практически нет.

Систематика, экология, география. Ассоциация также представлена 14 описаниями, сделанными в тех же районах, что и описания предыдущей ассоциации. По доминантам мохового яруса в ее составе выделено 2 субассоциации.

Субасс. sphagnetosum lindbergii (табл. 3). 3 ее сообщества описаны в Ловозерском р-не Мурманской обл. и 2 — в Терском, 4 — в северо-восточной части Республики Коми. Они располагаются в ерсеях бугристых болот, где уровень воды лежит вблизи или выше поверхности торфа (+3—-5 см). В моховом ярусе в качестве содоминантов отмечены *Sphagnum balticum* и *S. riparium.*

Субасс. sphagnetosum majii (табл. 3). 5 ее описаний сделаны в северо-восточной части

Республики Коми. Ее сообщества располагаются в мочажинах и топях кочкарно-мочажинных и кочкарно-топяных комплексов, соседствуя с сообществами Caricetum rotundatae sphagnetosum majii и занимая при этом более увлажненные участки. Уровень воды лежит на глубине 5—10 см от поверхности, мощность торфяной залежи 1—2 м. В моховом ярусе в роли содоминанта иногда оказывается *Sphagnum riparium*.

Ассоциация характерна для бугристых болот лесотундры и северных окраин подзоны северной тайги, где ее сообщества располагаются в ерсеях и обводненных мочажинах.

Асс. 7. Sphagno-Eriophoretum polystachii nom. nov.

(Табл. 1, 3)

Диагностические виды: *Eriophorum polystachion, Sphagnum lindbergii.*

Синонимы: Eriophorum polystachium—Sphagnum lindbergii — soz Kalliala 39, Eriophorum polystachium—Sphagnum lindbergii — soz Nordh 43, Sphagnetum lindbergii eriophoretosum angustifolii Dahl 56.

Морфология. Ассоциация имеет двухъярусное строение. Верхний, травяной ярус образован *Eriophorum polystachion*, его покрытие 8—30 % (чаще 15 %). Кустарничков почти нет; в ряде сообществ есть ярус болотного разнотравья из *Menyanthes trifoliata*, но он не характерен для ассоциации. Моховой, сфагновый ярус образован *Sphagnum lindbergii*, реже *S. compactum*. Он сплошным покровом устилает поверхность торфа.

Систематика, экология, география. Ассоциация представлена 13 описаниями, сделанными в Мурманской обл. и на северо-востоке Республики Коми. Бóльшая часть сообществ ассоциации (11) относится к субасс. sphagnetosum lindbergii, меньшая (2) — к субасс. sphagnetosum compacti.

Субасс. sphagnetosum lindbergii (табл. 3). Описана в Ловозерском и Кировском районах Мурманской обл. и вблизи стационара «Сивая маска» на северо-востоке Республики Коми. Ее сообщества располагаются в ерсеях бугристых болот, в межкочьях, западинах, в обводненной окрайке болот, граничащих с минеральным берегом. Уровень воды лежит на глубине 3—18 см. Торфяная залежь отличается малой мощностью — 0.5—0.75 м, редко 1.5 м.

Субасс. sphagnetosum compacti (табл. 3). Представлена 2 описаниями, сделанными на аапа-болотах, находящихся на территории Лапландского заповедника. Ее сообщества располагаются в мочажинах, где уровень воды –5—–10 см, мощность торфяной залежи 0.5—0.75 м. Содоминантом пушицы здесь является шейхцерия, а в роли содоминанта мохового яруса выступает *Sphagnum majus*.

Ассоциация характерна для болот севера, будучи распространена в зоне лесотундры и пограничной с ней части северной тайги. Ее сообщества имеют олигомезотрофный характер, располагаются в ерсеях, в понижениях окраинных частей бугристых болот. В меньшей степени они распространены в мочажинах.

Как отмечалось выше, исследованием охвачен практически весь север России — от Мурманской обл. на западе до Полярного Урала на востоке. Экспедиционные работы проводились в ключевых районах: в центральной и южной частях Кольского п-ова, в западных частях Вологодской и Архангельской областей, в юго-западной, восточной и северо-восточной частях Республики Коми. Практически удалось исследовать растительность болот таежной зоны в пределах всего региона, за исключением восточных районов Архангельской обл. и западных районов Республики Коми. В подзоне лесотундры исследования проведены в восточной части региона и вблизи границ подзоны — в западной части. Удалось составить представление о растительности болот региона, которые в дальнейшем будут уточнены.

Полученные материалы свидетельствуют о том, что по всему региону в пределах таежной зоны в полосе распространения верховых сфагновых грядово-мочажинных болот обычными являются сообщества асс. Caricetum limosae, широко распространенные и южнее, в частности на северо-западе. По мере движения на север меняются лишь состав субассоциаций, соотношение между ними по степени распространенности их сообществ. Наиболее часто встречаемыми становятся сообщества редкой на северо-западе субасс. sphagnetosum lindbergii, и, наоборот, исчезает широко распространенная там субасс. sphagnetosum cuspidati. Сообщества субассоциаций sphagnetosum majii, sphagnetosum baltici являются характерными для мочажин верховых болот европейского Севера и сопредельных с ним регионов. Субассоциации sphagnetosum angustifolii и sphagnetosum fallacis также широко распространены на верховых сфагновых болотах севера России (как и примыкающих к нему с юга территорий), но их сообщества располагаются чаще не в мочажинах (хотя и в них тоже), а на ровных плоских топяных участках, в межкочьях и низких кочках и имеют специфику в видовом составе, указывающую на их переходный характер к растительности класса Oxycocco-Sphagnetea.

Сообщества асс. Sphagno-Rhynchosporetum albae для болот севера России не характерны (что отличает последние от болот северо-запада) и отмечены лишь в западной части Архангельской обл., что подтверждает данные K. Rybnicek (1970) об ареале *Rhynchospora alba*. Асс. Sphagno-Baeothryetum cespitosae, наоборот, характерна для болот севера России, где ее сообщества распространены в мочажинах верховых болот, реже на низких грядах аапа-болот; здесь они несут переходные черты к растительности союза Caricion lasiocarpae и отнесены к субасс. sphagnetosum compacti. Для мочажин верховых болот севера России характерна асс. Caricetum rariflorae, северный дериват ассоциации Caricetum limosae, южнее не встречающийся. Ассоциации Sphagno-Caricetum rotundatae, Sphagno-Eriophoretum russeolii, Sphagno-Eriophoretum polystachii также характерны для болот севера России. Их сообщества встречены на бугристых болотах, появляющихся на самом северном пределе таежной зоны и в подзоне лесотундры. Они располагаются в ерсеях, в обводненных межкочьях и пограничных с минеральным берегом частях болот. Они также несут переходные черты к растительности союза Caricion lasiocarpae.

Описанные нами на болотах севера России ассоциации характерны и для болот северной части Западной Европы. Так, сообщества асс. Caricetum limosae описаны на севере Швеции, в Норвегии, на Британских о-вах (Osvald, 1923; Dierssen, 1982). По составу основных компонентов сообществ они сходны с описанными нами. Сообщества Sphagno-Rhynchosporetum albae встречаются в Финляндии, Швеции и в Норвегии (Dierssen 1982), но к описанным нами близки только сообщества субассоциаций sphagnetosum lindbergii, sphagnetosum majii асс. Sphagno tenellii—Rhynchosporetum albae. Большей части видов-доминантов мохового сфагнового яруса на болотах Скандинавии (*Sphagnum pulchrum, S. tenellum, S. auriculatum*) в сообществах ассоциации на севере России не отмечено. На болотах стран Скандинавии распространены и сообщества асс. Caricetum lividae (Dierssen, 1982). На болотах Финской Лапландии, Скандинавии, Исландии (Osvald, 1923; Dierssen, 1982) широко распространены сообщества асс. Trichophoro-Sphagnetum compacti, но сходством с описанными нами сообществами, отнесенными к асс. Sphagno-Baeothryetum cespitosae, отличаются только сообщества субасс. sphagnetosum lindbergii. Асс. Caricetum rariflorae широко представлена на болотах Финской Лапландии, Норвегии и Исландии (Dierssen, 1982); сходством с описанными нами сообществами отличаются лишь относящиеся к субасс. sphagnetosum lindbergii. Асс. Sphagno-Caricetum rotundatae характерна для болот Норвегии, Исландии, Финской Лапландии (Dierssen, 1982). Ее сообщества мало чем отличаются от описанных нами. Лишь по наличию ряда видов, не играющих существенной фитоценотической роли, отличаются от описанных нами сообщества асс. Sphagno-Eriophoretum polystachii (Eriophorum polystachion Gesellschaft), широко распространенные на болотах Финляндии, Швеции, Норвегии, северной части Британских о-ов, Исландии. Из приведенного обзора видно, что характер растительности олиготрофных топей болот европейского севера на всем протяжении с запада на восток существенно не меняется. Это отражается на постоянстве ассоциационного состава. Ряд границ ареалов ассоциаций отмечен уже на территории России. В Прибеломорье проходит восточная граница ареала асс. Sphagno-Rhynchosporetum albae. Отличия проявляются на субассоциационном уровне. По всему северу Европы распространен *Sphagnum lindbergii*, выступающий в роли доминанта в составе сообщества почти всех ассоциаций. В Западной Европе роль доминантов мохового яруса выполняют *Sphagnum pulchrum, S. auriculatum, S. palustre*; в восточной части Европы, начиная с Финляндии, — *Sphagnum majus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боч М. С. О классификации болотной растительности (на примере сфагновых топей Северо-Запада РСФСР) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 9. С. 1182—1192.

Боч М. С. О болотах лесной полосы Кольского полуострова // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1747—1756.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.

Цинзерлинг Ю. Д. Растительность болот // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Т. 1. С. 335—428.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Dierssen K. Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moor NW-Europas. Geneve, 1982. 382 S.

Osvald H. Die Vegetation des Hochmoores Komosse // Sv. Vaxtsociol. Sallsk. Uppsala, 1923. H. 1. 436 S.

Rybnicek K. Rhynchospora alba (L.) Vach., its distribution, communities and habitat conditions in Czechoslovakia. Pt 1 // Folia Geobot. Phytotax. Praha. 1970. Vol. 5. N 2. P 145—162.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 IV 1997

SUMMARY

Problems of the classification of mire vegetation in the Russian North are considered, specifically vegetation of oligotrophic bogs, aapa-mires and palsa-bogs (pool). The classification was made using floristic method. Accorfing to the floristic classification, seven associations from the alliance Rhynchosporion albae order Scheuchzerietalia palustris, class Scheuchzerio-Caricetea nigrae are distinguished. The vegetation of these mires differs markly from that of North-West region. The associations recognized are following. Ass. Caricetum limosae Osvald 23. Diagnostic species: *Carex limosa, Scheuchzeria palustris, Eriophorum vaginatum.* It includes 7 subassociations (sphagnetosum majii, s-m cuspidati, s-m baltici, s-m lindbergii, s-m jensenii, s-m fallacis, s-m angustifolii) and 3 facies — *Carex limosa* (typicum), *Scheuchzeria palustris, Eriophorum vaginatum.* 2. Ass. Sphagno-Rhynchosporetum albae Osvald 23 emend Koch 26. Diagnostic species: *Rhynchospora alba.* It includes 2 subassociations: sphagnetosum majii and s-m baltici. 3. Ass. Sphagno-Baeothryetum cespitosae nom. nov. Diagnostic species: *Baeothryon cespitosum.* It includes 3 subassociations: sphagnetosum lindbergii, s-m baltici, s-m compacti. 4. Ass. Caricetum rariflorae Freis 13. Diagnostic species: *Carex rariflora.* In includes 3 subassociations: sphagnetosum lindbergii, s-m baltici, s-m majii. 5. Ass. Sphagno-Caricetum rotundatae ass. nov. Diagnostic species: *Carex rotundata.* It includes 3 subassociations: sphagnetosum lindbergii, s-m majii, s-m angustifolii. 6. Ass. Sphagno-Eriophoretum russeolii ass. nov. Diagnostic species: *Eriophorum russeolum.* It includes 2 subassociations: sphagnetosum lindbergii and s-m majii. 7. Ass. Sphagno-Eriophoretum polystachii nom. nov. Diagnostic species: *Eriophorum polystachyon, Sphagnum lindbergii.* It includes 2 subassociations: sphagnetosum lindbergii and s-m compacti. Associations number 4, 5, 6 and 7 are described only in the northern bogs. Communites of Caricetum limosae are wide spread in taiga region. Ass. Sphagno-Rhynchosporetum albae is a rarity in the northern bogs. On the contrary, ass. Sphagno-Baeothryetum cespitosae is a rarity in more southern regions. This article based on the material which was collected in spacious area between Kola peninsula on the west and Polar Ural on the east during the last 12 years.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.717.7 (479)

© Н. Н. Имханицкая

КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА *RIBES* (*GROSSULARIACEAE*) КАВКАЗА

N. N. IMKHANITSKAYA. SYNOPSIS OF THE CAUCASIAN SPECIES OF THE GENUS *RIBES* (*GROSSULARIACEAE*)

Приведен конспект дикорастущих кавказских видов рода *Ribes* с указанием основных синонимов, типов и географического распространения, дан ключ для их определения. *R. caucasicum* Bieb. — правильное название для вида, известного до настоящего времени как *R. biebersteinii* Berland. ex DC.

Ключевые слова: *Ribes*, конспект видов, Кавказ.

Род *Ribes* L. (включая *Grossularia* Mill.), составляющий сем. *Grossulariaceae* DC., насчитывает около 150 видов, распространенных в умеренно теплых и субтропических областях северного полушария, а также в горных районах Центральной Америки и запада Южной Америки на юг до Огненной Земли. Из них всего лишь 6 встречаются на Кавказе. Они принадлежат к 4 подродам (из 6) и к 4 секциям согласно системе этого рода, разработанной в начале XX в. монографом *Ribes* польским ботаником E. Janczewski (1907) и охватывающей род в полном объеме с включением в него *Grossularia* в ранге подрода. Q. Sinnott (1985) в своей ревизии *Ribes* subgen. *Grossularia* sect. *Grossularia* привел уточненные, приоритетные названия подродов и секций *Ribes* с авторами, которые их законно обнародовали, а также указал типы для всех внутриродовых подразделений *Ribes*.

Большинство современных ботаников, в том числе авторы обработок сем. *Grossulariaceae* во «Flora Europaea» (Webb, 1964, 1993), «Flora of Turkey...» (Chamberlain, 1972) и «Flora Iranica» (Schönbeck-Temesy, 1967), принимают всего лишь один род — *Ribes*, рассматривая *Grossularia* как подрод — *Ribes* subgen. *Grossularia* (Mill.) Pers. Отечественные же ботаники в систематических обработках семейства во «Флоре СССР» (Пояркова, 1939), «Флоре Кавказа» (Гроссгейм, 1950), в республиканских и региональных «Флорах», а также в определителях и различных флористических сводках, как правило, вплоть до настоящего времени (см., например, Черепанов, 1995) относят кавказские виды к двум родам — *Ribes* s. str. (смородина) и *Grossularia* (крыжовник). Эти роды нередко помещены в сем. *Saxifragaceae* (Пояркова, 1939 (подсем. *Ribesioideae* Engl.); Гроссгейм, 1949, 1950; Рагимов, 1953; Танфильев, Кононов, 1987, и др.).

В настоящей работе представлен конспект кавказских представителей рода *Ribes* в понимании Janczewski (1907). Указания на распространение и типы даны по материалам гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Санкт-Петербург, LE), Института ботаники им. Н. Н. Кецховели АН Грузии (Тбилиси, TBI) и Государственного музея Грузии им. С. Н. Данашиа (Тбилиси, TGM), а также литературным источникам. Для каждого таксона приведены наиболее важные синонимы, тип и ареал, при этом распространение на территории Кавказа дается в соответствии с районированием, разработанным А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).

Ribes L.

1753, Sp. Pl. : 200; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 94. — *Grossularia* Mill. 1754, Gard. Dict. Abr., ed. 4, 2 : [586].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Побеги усажены шипами. Цветки в коротких 1—2-цветковых кистях, без цветоножек; ножка завязи длинная, сохраняющаяся при плоде. Ягода голая или реже железисто-щетинистая, до 1.3 см в диам. . . 6. *R. uva-crispa* subsp. *reclinatum.*

+ Побеги без шипов. Цветки в многоцветковых кистях, на цветоножках; ножка завязи короткая. Ягода более мелкая, при созревании отчленяющаяся от плодоножки . . . . 2.

2. Цветки обоеполые. Кисти поникшие; ось соцветия без железистых волосков. Ягода темно-красная или черная . . . . 3.

+ Цветки однополые. Растения двудомные. Кисти прямостоячие; ось соцветия железисто-волосистая или голая. Ягода красная . . . . 4.

3. Ягода темно-красная или черно-пурпурная, голая. Цветки пурпурные; гипантий колокольчатый; чашелистики по краю реснитчатые. Листья снизу голые или пушистые, без точечных ароматических железок . . . . 1. *R. caucasicum.*

+ Ягода черная, железисто-точечная. Цветки светло-зеленые, снаружи рассеянно опушенные, железисто-точечные; гипантий кувшинчато-цилиндрический. Листья снизу густо усажены желтыми точечными ароматическими железками . . . . 2. *R. armenum.*

4 (2). Ось соцветия железисто-волосистая. Завязь железисто-волосистая. Ягода железисто-щетинистая. Листья с обеих сторон оттопыренно-волосистые, сверху железисто-щетинистые, кроме того, особенно снизу, усажены многочисленными желтыми сидячими ароматическими железками . . . . 5. *R. orientale.*

+ Завязь и ягода голые. Листья голые или на верхней стороне с редкими прижатыми железистыми щетинками, снизу с рассеянными простыми волосками . . . . 5.

5. Листья более или менее глубоко 3(5)-лопастные, до 4(5) см дл., в основании сердцевидные или усеченные, реже округленно-клиновидные; средняя лопасть по длине значительно превышает боковые. Ось соцветия железисто-волосистая. Ягода до 5—8 мм в диам. Кустарник 1—1.5 м выс. . . . . 3. *R. alpinum.*

+ Листья неглубоко 3-лопастные, в очертании обратнояйцевидные, 1—2.5(3) см дл., в основании узко- или округленно-клиновидные; средняя лопасть по длине незначительно превышает боковые или равна им. Ось соцветия голая. Ягода 2—4 мм в диам. Кустарник 0.5—0.7 м выс. . . . . 4. *R. achurjani.*

Subgen. 1. *Ribes*

Sect. 1. *Ribes*

1. *R. caucasicum* Bieb. 30 Jan. 1819, Fl. Cauc.-Taur. 3 : 160, non Adams ex Roem. et Schult. Dec. 1819. — *R. biebersteinii* Berland. ex DC. 1828, Prodr. 3 : 482, nom. superfl.; Berland. 1826, Mém. Soc. Phys. Genève, 3, 2 : 60 («Riebersteinii»), nom. nud. — *R. ciliatum* C. Koch, 1842, Linnaea, 16, 4 : 355, non Humb. et Bonpl. ex Roem. et Schult. 1819. — *R. petraeum* var. c. *biebersteinii* (Berland. ex DC.) C. K. Schneid. 1905, Ill. Handb. Laubholzk. 1 : 404. — *R. petraeum* γ. *caucasicum* (Bieb.) Jancz. 1907, Mém. Soc. Phys. Genève, 35, 3 : 293. — *R. biebersteinii* Berland. ex DC. f. *glabrum* Grossh. 1930, Фл. Кавк., изд. 1, 2 : 242, descr. ross.; он же, 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 286; Сосн. 1948, Фл. Груз., изд. 1, 4 : 394 (ut «var. *glabrum*»). — *R. biebersteinii* Berland. ex DC. f. *hirtum* Grossh. 1930, цит. соч. : 242, descr. ross.; он же, 1950, цит. соч. : 286; Сосн. 1948, цит. соч. : 394 (ut «var. *hirtum*»). — *R. biebersteinii* Berland. ex DC. f. *glanduloso-setosum* Pojark. 1928, in sched., nom. nud. — *R. rubrum* auct. fl. cauc. non L.:

C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc. : 154. — *R. petraeum* auct. non Wulfen: Ledeb. 1843, Fl. Ross. 2, 1 : 198, p. p., quoad. pl. cauc.; Boiss. 1872, Fl. Or. 2 : 816, p. p.; Альбов, 1895, Тр. Тифл. бот. сада, 1 : 98; Шмальг. 1895, Фл. Ср. и Южн. России, Крыма и Сев. Кавк. 1 : 358, p. p., quoad pl. cauc.; Липский, 1899, Тр. Тифл. бот. сада, 4 (Фл. Кавк.) : 314; Медв. 1883, Дер. и куст. Кавк., изд. 1 : 135; он же, 1919, Дер. и куст. Кавк., изд. 3 : 166; Радде, 1901, Колл. Кавк. Муз. 2 : 94.

Описан с Центрального Кавказа («in Caucaso cabardinico... in Castello Nartsanensi»). Тип: «Ribes fructu nigro, Nartsana, [fl.], com. Steven a. 1818» (Herb. Bieb., LE!; IDC micro-ed. Type herb. cauc. sect. LE N 99/A5!, Byalt et al., 1995 : 40, sub nom. *R. biebersteinii*).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Занг., Ю. Караб.

Указан (sub *R. biebersteinii*) для всего Кавказа (Пояркова, 1936б : 184), всего Кавказа (кроме Талыша) (Рагимов, 1953 : 366; Мулкиджанян, 1958 : 18, табл. 2; он же, 1963 : 248); всех лесных районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 79), ЗК: В. Куб. (Гроссгейм, 1950 : 286, табл. 33, *10*, карта 353; Связева, Кубли, 1980 : 29, карта 18В; Browicz, Zieliński, 1990 : 5, карта 2); ВЗ: Иорск.-Шек. (Манденова, 1979 : 303, табл. 53, *2*); ЮЗ: Дар. (Гроссгейм, 1950 : 286, карта 353; Связева, Кубли, 1980 : 29, карта 18В; Browicz, Zieliński, 1990 : 5, карта 2) (но не приводится Мулкиджаняном, 1958 : 18), Нах. (Гроссгейм, 1949 : 99; Рагимов, 1953 : 366; Связева, Кубли, 1980 : 29, карта 18В) (но не приводится Гроссгеймом, 1950 : 286, карта 353), Мегр.-Зан. (Гроссгейм, 1950 : 286, карта 353; Мулкиджанян, 1963 : 248; Связева, Кубли, 1980 : 29, карта 18В; Browicz, Zieliński, 1990 : 5, карта 2).

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция — Трабзон, Ризе, Артвин, Карс; сев.-зап. Иран — Азербайджан, Гилян).

Примечание. *R. caucasicum* Bieb. — приоритетное название для кавказско-переднеазиатского вида, известного до настоящего времени в ботанической литературе как *R. biebersteinii*. Последнее название было опубликовано J. Berlandier (1826) как прямая замена названия *R. caucasicum* Bieb. («*R. Riebersteinii* Berl. mss. (*R. Caucasicum* Bieb. non Adams)»). Оно было затем принято A. P. de Candolle (1828), который в обработке сем. *Grossulariaceae* в «Продромусе» привел номенклатурную цитату *R. caucasicum* Bieb. и описание этого вида (по протологу Биберштейна), а затем остальными ботаниками, включая авторов флор Кавказа, Турции и Ирана. Однако, как оказалось при уточнении дат обнародования этих таксонов (см. выше), название *R. caucasicum* Adams ex Roem. et Schult. (1819, Syst. Veg. 5 : 507) является более поздним омонимом и, согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры — МКБН (1996, ст. 53.1), должно быть отвергнуто. Законное, действительно обнародованное название *R. caucasicum* Bieb. должно быть восстановлено взамен излишнего в номенклатурном отношении названия *R. biebersteinii*. Следует указать, что *R. caucasicum* Adams ex Roem. et Schult., описанный по сборам М. Ф. Адамса с Кавказа («Ad Caucasum. Adams». Тип: B — Herb. Willd. N 4867) и в отличие от *R. caucasicum* Bieb. принадлежащий к подроду *Grossularia* (см. ниже), относился большинством ботаников в качестве синонима к *R. uva-crispa* L. и лишь немногими авторами (Roemer, Schultes, 1819; Berlandier, 1826; Candolle, 1828) принимался за самостоятельный вид, близкородственный *R. uva-crispa*.

R. caucasicum описан Маршаллом Биберштейном (Bieberstein, 1819) по цветущему экземпляру, собранному X. Стевеном в Кисловодске. Стевен был там дважды — в 1809 и 1817 гг. (Kukkonen, Viljamaa, 1971 : 22, 23). Плодов на типовом образце нет. Сведения же о них Стевен сообщил Биберштейну, судя по протологу *R. caucasicum* («Baccae ex relatione Stevenii nigrae...», «Fructus edules quotannis venales prostare in Castello Nartsanensi refert amiciss. Steven») и гербарной этикетке типового образца, хранящегося в LE. Тип *R. biebersteinii* во «Флоре Турции...» (Chamberlain, 1972 : 261; «Typus: in Caucaso Calabardanico, Baccae, Steven») приведен неточно.

Описанные А. А. Гроссгеймом (1930) формы этого вида, отражая размах изменчивости в опушении листа — от типичных растений с густо волосистыми на нижней стороне (f. *hirtum*) до полностью голых (f. *glabrum*) листьев, скорее всего, не имеют самостоятельного значения. Они связаны между собой переходами и встречаются на Кавказе, очевидно, по всему ареалу вида, хотя отсутствуют гербарные экземпляры f. *hirtum* из ВЗ: Алаз.-Агрич. и ЮЗ: Ю. Караб., а экземпляры f. *glabrum* из ЗЗ: Туап.-Адл., Абх. и ЮЗ: Ерев. Растения с рассеянными железистыми щетинками на листьях и черешках (ЗК: Уруп-Теб.; «Теберда, 4200′, 5 V 1907, Е. А. Эндаурова», 2 л.) были намечены А. И. Поярковой в 1928 г. в гербарии LE к описанию как f. *glanduloso-setosum*. Те же образцы ранее (29 I 1924) определены Гроссгеймом как f. *glabrum*. Такого типа растения известны также из ЦК: Малк. (близ ледника Башиль, Карасу).

Этот вид не был приведен для Талыша, хотя в гербарии LE хранится гербарный экземпляр с переписной этикеткой «Prope Lenkoran, Hohenacker» с определением Гроссгейма (29 I 1924) «*R. biebersteinii* f. *glabrum*», очевидно, ввиду сомнительности этикетки. Тем более что сам R. Hohenacker (1838 : 117) не указал Талыш для этого вида, а лишь «Prope Schuscha». В LE хранятся собранные им гербарные образцы (3) *R. caucasicum* под № 225 с этикетками «In Bergwäldern um Schuscha» и «Helenendorf».

Subgen. 2. *Coreosma* (Spach) Jancz.

Sect. 2. *Coreosma* (Spach) Jancz.

2. *R. armenum* Pojark. 1950, Бот. мат. (Ленинград), 12 : 106, рис. (с. 105); Мулк. 1958, Фл. Арм. 3 : 18, табл. 3; Имх. 1993, Список раст. Герб. фл. России и сопред. госуд. 28, 148 : 84, № 7362. — *R. armeniacum* Pojark. ex Grossh. 1949, Опр. раст. Кавк.: 99, descr. ross. — ? *R. nigrum* L. [var.] *caucasicum* E. L. Wolf, 1924, Mitt. Deutsch. Dendr. Ges. 34 : 330. — *R. nigrum* auct. fl. cauc. non L.: Пояркова. 1939, Фл. СССР, 9 : 252—254, p. p., quoad pl. e Daralaghez; Гроссг. 1950, Фл. Кавк., изд. 2, 4 : 286, карта 347, p. p., quoad pl. e Daralaghez.

Описан из южной Армении (окрестности Джермука, басс. р. Арпа (Восточный Арпачай)). Тип: «Даралагез, вост. часть, ущелье р. Истису (верх. р. Арпачая), [ок. 1900 м], небольшие заросли на берегу среди каменистых развалов, 11 IX 1936, [пл. и засохш. цв.], № 365, А. Пояркова» (LE!; IDC micro-ed. Type herb. cauc. sect. LE N 99/A4!, Byalt et al., 1995 : 40; iso (2) — LE!).

ЮЗ: Дар.

Эндемик (?).

Примечание. Указан по ошибке О. А. Связевой и В. А. Кубли (1980 : 29, карта 25А), кроме Даралагеза, также для северной Армении (Гукасянский р-н) (р. Ахурян (Западный Арпачай)).

Внесен в Красные книги СССР (Белоусова, 1984 : 203, рис.) и Армении (Таманян, 1989 : 127, карта) как узколокальный эндемик Армении. Однако Пояркова (1950 : 102, 106) и D. Chamberlain (1972 : 262) не исключают его нахождения в сев.-вост. Турции, на что указывают гербарные образцы смородины, собранные Th. Kotschy («N 351, Iter cilicico-kurdicum 1859») (K, пл.; LE (2)!, стерил.) в Турецкой Армении («prov. Musch, supra Goschkar»), определенные E. Boissier как *R. nigrum* L., но, очевидно, принадлежащие к *R. armenum*. Указанные экземпляры не поддаются точному определению ввиду отсутствия цветков. От близкого вида *R. nigrum* (Центр. и Вост. Европа; на Кавказе в культуре), с которым *R. armenum* прежде смешивали, последний отличается бледно-зелеными рассеянно опушенными или почти голыми цветками, удлиненным гипантием и формой лепестков.

Subgen. 3. *Berisia* (Spach) Jancz.

Sect. 3. *Berisia* Spach

3. *R. alpinum* L. 1753, Sp. Pl. : 200. — *R. lucidum* Kit. 1863, Linnaea, 32, 4 : 481; Пояркова. 1936, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 2 : 210, fig. 17; она же, 1939, Фл. СССР, 9 : 264, табл. 15, *6*; Череп. 1995, Сосуд. раст. России и сопред. госуд. : 522.

Описан по материалам из Швеции, Швейцарии и Англии («in Sueciae, Helvetiae, Angliae...»). Тип: Herb. Linn. 278/3 (LINN), photo — LE!

ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум.; ВК: Ассо-Арг.; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ (зап.): Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Севан.

Указан для ЦК: В. Тер. (Гроссгейм, 1950 : 287, карта 355; Сахокиа, Хуцишвили, 1975 : 100; Связева, Кубли, 1980 : 28, карта 20А); ЮЗ: Дар. (Мулкиджанян, 1958 : 25, но не указан им для Севан.; Связева, Кубли, 1980 : 28, карта 20А).

Сев. (до 65° с. ш. в Финляндии), Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция — Гиресун, Трабзон, Ризе, Артвин; сев. Иран).

Примечание. Ошибочно указан В. И. Липским (1899 : 314) для Дагестана. Хотя в LE хранится экземпляр *R. alpinum* с этикеткой «Lenkoran?» (коллектор и дата не указаны), определенный Гроссгеймом (IV 1923) и Janczewski как *R. alpinum* L., однако этот вид ввиду большой сомнительности этикетки не был указан для Талыша Поярковой (1939), Гроссгеймом (1949, 1950) и другими авторами флоры Кавказа. Он не был приведен Hohenacker (1838) в «Enumeratio plantarum... Talysch».

Указан под вопросом для Талыша E. Schönbeck-Temesy (1967 : 9), приведен со ссылкой на К. А. Мейера (Meyer, 1831 : 154). Однако гербарные образцы, собранные последним в Талыше и ошибочно отнесенные им к *R. alpinum* («In rupestribus subalpinis pr. pagum Drych, Swant d. 18 Juni 1830, C. A. Meyer, Enum. cauc. casp. N 1359» LE (3)!; «Talüsch. Enum. cauc. casp. N 1359. Herb. Ledebour», LE!), в действительности принадлежат *R. orientale* Desf.

4. *R. achurjani* Mulk. 1956, Изв. АН Арм ССР, биол. и сельхоз. науки, 9, 1 : 102, рис. (с. 102); он же, 1958, Фл. Арм. 3 : 25, табл. 5; он же, 1963, Дендрофл. Кавк. 3 : 253.

Описан из северной Армении (бассейн р. Ахурян (р. Западный Арпачай)). Тип: «Армянская ССР, Агинский [Анийский] р-н, 1.5 км вост. с. Баграван, вост. кам[енистый] склон, 1440 м, 29 VI 1950, [пл.], Ш. Асланян» (ERE (N 54995)!; IDC micro-ed. Type herb. cauc. sect. LE N 98/C5!, Byalt et al., 1995 : 40).

ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ: Севан.

Эндемик.

Примечание. Внесен в Красную книгу Армении (Таманян, 1989 : 126—127, рис., карта).

5. *R. orientale* Desf. 1809, Hist. Arbr. Arbriss. France, 2 : 88. — *R. orientale* Poir. 1812, Encycl. Méth. Bot. Suppl. 2, 2 : 856, nom. superfl. — *R. resinosum* Sims, 1813, Curtis's Bot. Mag. 38 : tab. 1583, non Pursh, 1814. — *R. orientale* Desf. α. *genuinum* Jancz. 1907, Mém. Soc. Phys. Genève, 35, 3 : 458. — *R. orientale* Desf. β. *resinosum* (Sims) Jancz. 1907, l. c. : 458. — *R. alpinum* auct. fl. cauc. non L.: C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc. : 154; Schönb.-Tem. 1967, in Rech. f. Fl. Iran. 47 : 9.

Описан из Ливана («Liban»). Лектотип (Имханицкая, h. l.): «Ribes ex monte Libano, [1876], [fr.], Labillardière, com. Steven a. 1822» (LE!).

ЗК: Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев. (Гехард), Севан., Дар., Нах.; Т.

Указан для ЮЗ: Занг. (Гроссгейм, 1950 : 287, табл. 33, *11*, карта 354; Мулкиджанян, 1958 : 18, табл. 4; Связева, Кубли, 1980 : 33, карта 18Д; Browicz, 1986 : 17, map 22).

Средиз. (юго-вост. Греция); Юго-Зап. (сев.-вост. и центр. (редко) Турция, Ливан и зап. Сирия (хр. Антиливан), Иран — сев. (Гилян, хр. Эльбурс) и южн. (горы южнее гор. Керман), вост. Афганистан, сев. Пакистан), Южн. (Кашмир) Азия (Browicz, 1986 : 17, map 22).

Примечание. *R. orientale* ошибочно указан Поярковой (1939 : 257) для Зап. Закавказья.

Известный в культуре («Hort. Paris.») как «Ливанская смородина» («Groseillier du Liban») вид был опубликован под одним и тем же названием *R. orientale* дважды — в 1809 г. R. Desfontaines и в 1812 г. J. Poiret. Некоторые ботаники (в частности, Roemer, Schultes, 1819 : 502; Candolle, 1828 : 479; Ledebour, 1843 : 197; Boissier, 1872 : 817; Медведев, 1883 : 136, 1919 : 167; Липский, 1899 : 314) считали автором вида Poiret. Последний сам обозначил свое авторство буквой «N.»

(nobis) после латинского диагноза вида, однако процитировав при этом работу Desfontaines.

Дата выхода в свет книги Desfontaines с первоописанием *R. orientale* указывалась некоторыми авторами обработок сем. *Grossulariaceae* (в том числе Поярковой, 1939 : 257; Мулкиджаняном, 1958 : 18; Chamberlain, 1972 : 263; Манденовой, 1979 : 305) неточно (1790 г.) (см. Stafleu, Cowan, 1976 : 630).

R. orientale двух французских ботаников без сомнения основаны на одном и том же типовом материале, собранном J. Labillardière во время его путешествия в 1876 г. на Ближний Восток. Однако, согласно Poiret (1812 : 856), Roemer, Schultes (1819 : 502), Candolle (1828 : 479), Ledebour (1843 : 197), он происходит из Сирии, согласно же Desfontaines (1809 : 88), E. Spach (1838 : 71), Boissier (1872 : 817), — из Ливана. Этому может быть единственное объяснение — типовой материал, очевидно, был собран в горном массиве Антиливан, который протягивается по территории Ливана и западной Сирии.

Subgen. 4. *Grossularia* (Mill.) Pers.

Sect. 4. *Grossularia* (Mill.) Nutt.

6. *R. uva-crispa* L. Sp. Pl. : 201 («*Uva crispa*») emend. Lam. 1789; Bech. 1929, Feddes Repert. 27 : 227.

Описан из Северной Европы («in Europa boreali»).

6a. *R. uva-crispa* L. subsp. *reclinatum* (L.) Reichenb. 1832, Fl. Germ. Excurs. 2, 2 : 562 («*Uva crispa*»). — *R. uva-crispa* L. subsp. *reclinatum* (L.) Gaudin ex Monnard, 1836, Syn. Fl. Helvet. : 203 («*Uva-crispa*»), comb. superfl.; H. Huber, 1961, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur., ed. 2, 4, 2 : 58; Schönb.-Tem. 1967, in Rech. f. Fl. Iran. 47 : 8. — *R. reclinatum* L. 1753, Sp. Pl. : 201. — *Grossularia reclinata* (L.) Mill. 1768, Gard. Dict., ed. 8 : N 1. — *Ribes caucasicum* Adams ex Roem. et Schult. Dec. 1819, Syst. Veg. 5 : 507, non Bieb. 30 Jan. 1819; DC. 1828, Prodr. 3 : 479. — *R. uva-crispa* L. γ. *reclinatum* (L.) Berland. ex DC. 1828, l. c. : 479 («*Uva-Crispa*»); Berland. 1826, Mém. Soc. Phys. Genève, 3, 2 : 58 («*Uva-crispa*»), nom. nud. — *R. grossularia* var. γ. *glabrum* W. D. J. Koch, 1837, Syn. Fl. Germ. Helvet., ed. 1, 1 : 265. — *R. grossularia* var. *reclinatum* (L.) Berland. ex Loudon, 1838, Arbor. Frut. Brit., ed. 1, 2 : 972 («*reclinata*»); C. K. Schneid. 1905, Ill. Handb. Laubholzk. 1 : 413. — *Grossularia vulgaris* Spach, 1838, Hist. Nat. Vég. Phan. 6 : 174, p. p., non *Ribes vulgare* Lam. — *R. vulgare* C. Koch δ. *armenum* C. Koch, 1842, Linnaea, 16, 4 : 355, non *R. vulgare* Lam. 1789. — *R. grossularia* α. *vulgare* (Spach) Jancz. 1906, Bull. Intern. Acad. Sci. Cracovie (Cl. Sci. Math. et Nat.), 5 : 286, p. p.; id. 1907, Mém. Soc. Phys. Genève, 35, 3 : 385, fig. 109b, p. p., non *R. vulgare* Lam. — *Grossularia reclinata* (L.) Mill. var. *glanduloso-setosa* (W. D. J. Koch) Pojark. 1936, Список раст. Герб. фл. СССР, 10, 63 : 71—72, N 3149a, b, p. p., quoad nomen var., excl. typo var.; она же, 1939, Фл. СССР, 9 : 268, cum auct. var. W. Koch. — *G. reclinata* (L.) Mill. var. *glabra* (W. D. J. Koch) Pojark. 1939, цит. соч. : 268, cum auct. var. W. Koch. — *Ribes uva-crispa* auct. fl. cauc. non L.: C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc. : 153 («*Uva-crispa*»); D. F. Chamb. 1972, in Fl. Turk. 4 : 262, p. p. — *R. grossularia* auct. fl. cauc. et ross. non L.: Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 170; id. 1819, l. c., 3 : 161; Ledeb. 1843, Fl. Ross. 2, 1 : 194, p. p., quoad pl. cauc.; Boiss. 1872, Fl. Or. 2 : 815, p. p., quoad pl. cauc.; Шмальг. 1895, Фл. Ср. и Южн. России, Крыма и Сев. Кавк. 1 : 357, p. p., quoad pl. cauc.; Медв. 1883, Дер. и куст. Кавк., изд. 1 : 134; он же, 1919, Дер. и куст. Кавк., изд. 3 : 164; Липский, 1899, Тр. Тифл. бот. сада, 4 (Фл. Кавк.) : 314; Радде, 1901, Колл. Кавк. Муз. 2 : 94; Гроссг. 1930, Фл. Кавк., изд. 1, 2 : 241. — *R. grossularia* var. β. *pubescens* auct. fl. cauc. et ross. non W. D. J. Koch: Ledeb. 1843, l. c. : 195, p. p.; Медв. 1883, цит. соч. : 134 (ut «forma b»); он же, 1919, цит. соч. : 165 (ut «forma b»). — *R. grossularia* var. α. *glanduloso-setosum* auct. fl. cauc. non W. D. J. Koch: Медв. 1883, цит. соч. : 134 (ut «forma a»); он же, 1919, цит. соч. : 165 (ut «forma a»); Поярк. 1936, Тр. Бот. ин-та

АН СССР, сер. 1, 1 : 215 («*glanduloso-setosa*»). — *R. grossularia* var. γ. *hybridum* auct. fl. cauc. non (Bess.) Ledeb.: Медв. 1883, цит. соч. : 134 (ut «forma c»); он же, 1919, цит. соч. : 165 (ut «forma c»).

Описан по культурным (?) экземплярам из Германии и Швейцарии («in Germania, Helvetia»). Тип: Herb. Linn. 278/5 (LINN), photo — LE!

ЗП: З. Ставр. (южн.); ЗК: Уруп-Теб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар. — Изредка культивируется из-за плодов.

Указан (sub *Grossularia reclinata*) для всего Кавказа (Пояркова, 1936б : 215), ЗК: В. Куб. (Гроссгейм, 1950 : 287, карта 356; Галушко, 1980 : 79; Связева, Кубли, 1980 : 35, карта 28, *3*); ВЗ: Ширв. (Рагимов, 1953 : 367; Связева, Кубли, 1980 : 35, карта 28, *3*); ЮЗЗ (Гроссгейм, 1949 : 99; Мулкиджанян, 1958 : 26, табл. 6; он же, 1963 : 256, рис. 42), Месх. (Гроссгейм, 1950 : 287, карта 356; Связева, Кубли, 1980 : 35, карта 28, *3*), Джав.-В. Ах. (Гроссгейм, 1950 : 287, карта 356; Связева, Кубли, 1980 : 35, карта 28, *3*); Т (Мулкиджанян, 1958 : 26, табл. 6; sub *R. Uva-crispa*, Schönbeck-Temesy, 1967 : 8) (но не приводится Рагимовым, 1953 : 367).

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция — Карс; сев. Иран — Мазендеран, горы Эльбурс). В Вост. Европе в одичалом виде.

Примечание. На Кавказе *R. uva-crispa* представлен лишь кавказско-переднеазиатским подвидом subsp. *reclinatum*. Это — правильное название для кавказского крыжовника, широко известного в литературе по «Флоре Кавказа» под названиями *Grossularia reclinata* (L.) Mill. и в более старых работах — *Ribes grossularia* L. Этот подвид ошибочно приводился, кроме Кавказа, также для гор южной Испании (Сьерра-Невада) (Janczewski, 1907 : 385; Schneider, 1905 : 413; Huber, 1961 : 58; Schönbeck-Temesy, 1967 : 8) и Марокко (Атлас) (Ball, 1878 : 449, *R. grossularia* L. var. *atlántica* Ball; Janczewski, 1907 : 385). Изученные нами гербарные образцы *Ribes* из указанных районов, хранящиеся в LE («Ex rupibus arenaceis Atlantis Majoris in convalle Ait Mesan, 1400—2000 m, 13—16 V 1871, [fr.], J. Ball. Iter Maroccanum», isosyntypus *R. grossularia* var. *atlantica* Ball; «Regnum Granatense, Sierra Nevada, in parte superiore vallis flum. Jonil, loc. dumetosis, 2200—2300 m, 16 VII 1879, [fr.], N 968, Huter, Porta, Rigo»; *R. grossularia* var. *reclinatum* sec. Ed. Janczewski in sched.), очень сходны между собой. Они хотя и имеют, как кавказский крыжовник, голые или с рассеянными железистыми щетинками плоды, однако заметно отличаются от него сильно укороченными междоузлиями, гораздо более мелкими и более сильно опушенными снизу листьями с очень короткими черешками, а также очень характерными толстыми и сравнительно короткими желтоватыми шипами. Эти растения, скорее всего, принадлежат к южноевропейскому подвиду *R. uva-crispa* L. subsp. *austro-europaeum* (Bornm.) Bech. (1929, Feddes Repert. 27 : 228) (южная Греция, Пелопоннес; Италия) или же к еще не описанному подвиду *R. uva-crispa*.

Ошибочно указан как дикорастущий для Восточной Европы и Дальнего Востока (Черепанов, 1995 : 522, sub *Grossularia reclinata*). Указания для Западной Украины (Карпаты, Прикарпатье, Полесье) (под сомнением, Пояркова, 1936а : 72, 1936б : 215, 1939 : 268 — sub *G. reclinata* var. *glanduloso-setosa*; Связева, Кубли, 1980 : 35—36, карта 28, *3*; Барбарич, 1987 : 150—151 — sub *G. reclinata*), очевидно, относятся к одичавшим после культуры растениям этого подвида, которые встречены также в других западных и центральных районах Восточной Европы.

Указания относительно нахождения этого таксона в Средней Азии (Тянь-Шань — Заилийский Алатау, Кунгей Алатау) (Абдуллаева, 1974 : 244; под вопросом, Связева, Кубли, 1980 : 35—36, карта 28, *3* — sub *G. reclinata*) крайне сомнительны и нуждаются в проверке. Указания для Атлантической, Центральной и Южной Европы (Пояркова, 1936б : 215, 1939 : 268; Рагимов, 1953 : 367; Мулкиджанян, 1958 : 26; Связева, Кубли, 1980 : 35—36, карта 28, *3* — sub *G. reclinata*) относятся к другим подвидам *Ribes uva-crispa* (subsp. *uva-crispa*, subsp. *grossularia* (L.) Reichenb.), не встречающимся на Кавказе.

Гербарные экземпляры *R. uva-crispa* subsp. *reclinatum* с железисто-щетинистыми плодами или завязями, хранящиеся в LE, происходят главным образом из района Кавказских Минеральных Вод (ЦК: В. Кум.; горы Бештау, Развалка, Змейка), а также из ЗК: Уруп-Теб. (басс. р. Уруп); ЦК: В. Тер. (Казбек); ВК: Ман.-Самур. (Дагестан, Кюринский р-н) и ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (сел. Шуапхо; Боржоми). Такого типа растения Пояркова (1936а, 1939) отнесла к *Grossularia reclinata* var. *glanduloso-setosa*, ошибочно основав свою комбинацию на *Ribes grossularia* var. α. *glanduloso-setosum* W. D. J. Koch (1837, Syn. Fl. Germ. Helvet., ed. 1, 1 : 265), тип которой происходит из Зальцбургских Альп (Австрия) и принадлежит к отсутствующему на Кавказе подвиду *R. uva-crispa* subsp. *grossularia*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-49781).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдуллаева М. Н. Ribes L., *Grossularia* Mill. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1974. Т. 4. С. 239—244.

Барбарич А. И. Семейство Крыжовниковые — *Grossulariaceae* // Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. С. 150—151.

Белоусова Л. С. Ribes armenum Pojark. // Красная книга СССР. 2-е изд. М., 1984. Т. 2. Ч. 8. С. 203—204.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов н/Д., 1980. Т. 2. 351 с.

Гроссгейм А. А. Род *Ribes* L. — Смородина, Крыжовник // Флора Кавказа. 1-е изд. Тифлис, 1930. Т. 2. С. 241—242.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

Гроссгейм А. А. Ribes L., *Grossularia* Mill. // Флора Кавказа. 2-е изд. М.; Л., 1950. Т. 4. С. 285—288.

Липский В. И. Флора Кавказа. Свод сведений о флоре Кавказа за двухсотлетний период ее исследования, начиная от Турнефора и кончая XIX в. // Тр. Тифл. бот. сада. 1899. Вып. 4. 584 [585] с.

Манденова И. П. Сем. *Grossulariaceae* // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1979. Т. 5. С. 302—308. (На груз. яз.).

Медведев Я. С. Деревья и кустарники Кавказа. 1-е изд. Тифлис, 1883. 402 с.; 3-е изд. Тифлис, 1919. 485 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс), принятый Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Йокогама, август—сентябрь 1993 / Пер. с англ. Т. В. Егоровой и В. Н. Гладковой. СПб., 1996. 191 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Мулкиджанян Я. И. Сем. *Grossulariaceae*, Крыжовниковые // Флора Армении. Ереван, 1958. Т. 3. С. 15—30.

Мулкиджанян Я. И. Ribes L.; *Grossularia* Mill. // Дендрофлора Кавказа. Тбилиси, 1963. Т. 3. С. 246—257.

Пояркова А. И. Ribes L., *Grossularia* Mill. // Список растений Гербария флоры СССР. М.; Л., 1936а. Т. 10. Вып. 63. С. 66—72. № 3140—3149b.

Пояркова А. И. Критический обзор дикорастущих видов смородины и крыжовника Советского Союза // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1936б. Вып. 2. С. 153—216.

Пояркова А. И. Сем. *Saxifragaceae* подсем. *Ribesioideae* Engl. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 9. С. 226—270.

Пояркова А. И. О новом виде черной смородины из Закавказья // Бот. мат. (Ленинград). М.; Л., 1950. Т. 12. С. 103—107.

Рагимов М. А. Ribes L., *Grossularia* Mill. // Флора Азербайджана. Баку, 1953. Т. 4. С. 365—367.

Сахокиа М. Ф., Хуцишвили Е. И. Конспект флоры высших растений Хеви (Казбегского р. Грузинской ССР). *Pteridophyta—Spermatophyta*. Тбилиси, 1975. 205 с.

Связева О. А., Кубли В. А. Ribes L., *Grossularia* Mill. // Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1980. Т. 2. С. 28—29, 33, 35—36. Карты 18 (Б, В, Д), 20А, 25А, 28.

Таманян К. Г. Grossulariaceae — Крыжовниковые // Красная книга Армянской ССР. Исчезающие и редкие виды растений. Ереван, 1989 (1988). С. 126—127.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Ball J. Spicilegium florae Maroccanae // Journ. Linn. Soc. London (Bot.). 1878. Vol. 16. Pt 94. P. 281—772.

Berlandier J. L. Mémoire sur la famille des Grossulariées // Mém. Soc. Phys. Genève. 1826. T. 3. Pt 2. P. 43—60.

Bieberstein F. A. Marschall. Flora Taurico-Caucasica. Charkoviae, 1819. T. 3 (Supplementum). 654 p.

Boissier E. Flora Orientalis. Genevae; Basileae, 1872. T. 2. 1159 p.

Browicz K. Chorology of trees and shrubs in South-West Asia and adjacent regions. Warszawa; Poznań, 1986. Vol. 5. 88 p.

Browicz K., Zieliński J. Chorology of trees and shrubs in South-West Asia and adjacent regions. Warszawa; Poznań, 1990. Vol. 7. 86 p.

Byalt V. V., Popova T. N., Shwanova V. V., Zolkina L. A. Catalog of type specimens of caucasian section of the Herbarium, Komarov Botanical Institute. I. D. C., Netherlands, 1995. 52 p.

Candolle A. P. de. Ordo *Grossularieae* DC. // Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1828. Pars 3. P. 477—483.

Chamberlain D. F. Grossulariaceae // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1972. Vol. 4. P. 261—263.

Desfontaines R. L. Histoire des arbres et arbrisseaux qui peuvent être cultivés en pleine terre sur le sol de la France. Paris, 1809. T. 2. 635 p.

Hohenacker R. F. Enumeratio plantarum quas in itinere per provinciam Talysch collegit. [Moscou, 1838]. 178 p.

Huber H. Familie *Grossulariaceae* // Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München, 1961. 2. Aufl. Bd 4. T. 2. S. 43—61.

Janczewski E. Monographie des Groseilliers, *Ribes* L. // Mém. Soc. Phys. Genève. 1907. T. 35. Fasc. 3. P. 199—517.

Kukkonen I., Viljamaa K. Herbarium of Christian Steven. Helsinki, 1971. 119 p. (Pamphlet, n⁰ 4, issued by the Botanical Museum, University of Helsinki).

Lamarck J. B. Groseillier epineux, Fl. Fr. *Ribes uva crispa* // Encyclopédie Méthodique. Botanique. Paris; Liége, 1789. T. 3. Pt 1. P. 50.

Ledebour C. F. Ordo *Grossularieae* Dec. // Flora Rossica. Stuttgartiae, 1843. Vol. 2. Pars 1. P. 194—201.

Meyer C. A. Verzeichniss der Pflanzen, welche während der, auf Allerhöchsten Befehl, in den Jahren 1829 und 1830 unternommenen Reise im Caucasus und in den Provinzen am wesstlichen Ufer des Caspischen Meeres gefunden und eingesammelt worden sind. St. Petersburg, 1831. 241 p.

Poiret J. L. Groseillier du Liban. *Ribes orientale*. Hort. Paris. // Encyclopédie Méthodique. Botanique. Paris, 1812. Supplément. T. 2. Pt 2. P. 856.

Roemer J. J., Schultes J. A. Systema vegetabilium. Stuttgardtiae, 1819. Vol. 5. 632 p.

Schneider C. K. Ribes L. // Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. Jena, 1905. Bd 1. S. 399—423.

Schönbeck-Temesy E. Grossulariaceae // Rechinger K. H. Flora Iranica. Graz, 1967. Lfg. 47. 9 p.

Sinnott Q. P. A revision of *Ribes* subg. *Grossularia* (Mill.) Pers. sect. *Grossularia* (Mill.) Nutt. (*Grossulariaceae*) in North America // Rhodora. 1985. Vol. 87. N 850. P. 189—286.

Spach E. Les Grossulariées. — *Grossularieae* // Histoire naturelle des végétaux. Phanérogames. Paris, 1838. T. 6. P. 144—182.

Stafleu F. A., Cowan R. S. Taxonomic literature. 2nd ed. Vol. 1 : A—G. 1136 p. (Regn. Veg. 1976. Vol. 94).

Webb D. A. Grossulariaceae // Flora Europaea. 1st ed. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 382—383; 2nd ed. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 461—462.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 VI 1998

SUMMARY

The conspectus of the native to the Caucasus *Ribes* species with the citations of main synonyms, types and geographical distribution, as well as identification key are presented. *R. caucasicum* Bieb. as the correct name for a species until now erroneously called *R. biebersteinii* Berland. ex DC. is established.

УДК 582.951.6 (479) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 1

© Ю. Л. Меницкий

КОНСПЕКТ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ *LINARIA* (*SCROPHULARIACEAE*). II. СЕКЦИИ *SPECIOSAE, REPENTES, SUPINAE, PELISSERIANAE, DIFFUSAE, VERSICOLORES*

G. L. MENITSKY. CONSPECTUS OF CAUCASIAN *LINARIA* SPECIES (*SCROPHULARIACEAE*). II. SECTIONS *SPECIOSAE, REPENTES, SUPINAE, PELISSERIANAE, DIFFUSAE, VERSICOLORES*

Приведены 14 видов льнянок, которые отнесены к 6 секциям. Обсуждаются вопросы секционного деления рода на основании систем, опубликованных за 2 последних десятилетия.

Ключевые слова: *Linaria*, секция, система, конспект видов, Кавказ.

Данная работа является продолжением критического конспекта кавказских видов *Linaria* Mill. по материалам Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (Меницкий, 1998).

Sect. 2. *Speciosae* (Benth.) Wettst. 1891,

in Engl. u. Prantl, Naturl. Pflanzenfam. 4, 3 : 59; Sutton, 1988, Revis. Antirrhin. : 312, p. p. — *Linaria* sect. *Linariastrum* Chav. § 2. (subsect.) *Speciosae* Benth. 1846, in DC. Prodr. 10 : 274. — *L.* sect. *Linariastrum* Chav. § 2. (subsect.) *Oblongae* Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 364, p. p. (lectotypus: *L. genistifolia* (L.) Mill.). — *L.* sect. *Oblongae* (Boiss.) Grossh. ex Kem.-Nath. 1967, Фл. Кавк. изд. 2, 7 : 480, sine indic. basion. — L. grex *Oblongae* (Boiss.) P. H. Davis, 1978, Fl. Turk. 6 : 658.

Лектотип (Valdes, 1970 : 24 (non vidi); Sutton, 1988 : 313): *L. genistifolia* (L.) Mill.

12. *L. genistifolia* (L.) Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8 n 14. — *Antirrhinum genistifolium* L. 1753, Sp. Pl. : 616. — *Linaria dalmatica* var. *parviflora* Albov, 1895, Prodr. Fl. Colch.: 87; Гроссг. 1932, Фл. Кавк. изд. 1, 3 : 372; Кем.-Нат. 1967, Фл. Кавк. изд. 2, 7 : 480. — *L. pontica* Kuprian. 1950, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 9 : 64; она же, 1955, Фл. СССР, 22 : 189; Каряг. 1957, Фл. Азерб. 7 : 446; Кем.-Нат. 1967, Фл. Кавк. изд. 2, 7 : 482; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 3 : 74. — *L. iberica* Kem.-Nath. 1963, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 23 : 38; она же, 1952, Фл. Груз. 7 : 504, descr. georg. — *L. imeretica* Kem.-Nath. 1963, цит. соч. 23 : 37; она же, 1952, цит. соч. 7 : 503, descr. georg. — *L. caucasigena* Kem.-Nath. 1963, цит. соч. 23 : 39; Галушко, 1980, цит. соч. 3 : 74. — *L. kantschavelii* Kem.-Nath. 1963, цит. соч. 23 : 38; она же, 1952, цит. соч. 7 : 504, descr. georg.

Описан из Восточной Европы («In Siberia»).

ЗП; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Мегр.-Зан.

Указан для ВП: Тер.-Сул. (sub *Linaria pontica*); ЗК: В.-Куб. (sub *L. caucasigena*); ЦЗ: Лори; ВЗ: Иорск.-Шек. (sub *L. kantschavelii*); ЮЗ: Ерев., Занг. (Гроссгейм, 1932 : 373; Кемулярия-Натадзе, 1967 : 482, карты 534—535; Габриэлян, 1986 : 145, 1987 : 307); Т. (Гроссгейм, 1932 : 373; Куприянова 1955 : 190, sub *L. pontica*).

Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Сев., Ср. (Арало-Касп.) Азия.

Примечание. В этом весьма полиморфном виде P. Davis (1978) на турецком материале выделил ряд подвидов, соответствующих ранее описанным видам Boissier, Fenzl, Boissier et Balansa и самого Davis (*L. artwinensis* P. H. Davis), которые впоследствии были приняты монографом трибы D. Sutton (1988). Однако далеко не все из них могут рассматриваться как географические расы, которым соответствует ранг подвида, особенно те, про которые эти авторы пишут «throughout most of the range of the species». Построение внутривидовой системы *L. genistifolia* еще далеко от завершения и требует много новых сборов из разных районов его ареала.

Часто гибридизирует с видами типовой секции — в этом случае доли чашечки в различной степени опушенные.

13. *L. syspirensis* C. Koch, 1849, Linnaea, 23 : 717. — *L. petraea* Stev. 1857, Bull. Soc. Nat. Moscou, 31, 1 : 347. — *L. genistifolia* var. *linifolia* Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 378, non *Antirrhinum linifolium* L. 1753. — *Linaria euxina* Velen. 1866, Abh. Boehm. Ges. Wiss. 7, 1 : 34; Куприян. 1955, Фл. СССР, 22 : 190. — *L. adzharica* Kem.-Nath. 1963, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 23 : 40; она же, 1952, Фл. Груз. 7 : 509, descr. georg.; Дмитриева, 1960, Опред. раст. Аджар. : 177. — *L. genistifolia* subsp. *genistifolia* : Chater et al. 1972, Fl. Europ. 3 : 230; Davis, 1978, Fl. Turk. 6 : 660. — *L. genistifolia* subsp. *euxina* (Velen.) D. A. Sutton, 1988, Revis. Antirrhin. : 317.

Описан из северо-восточной Турции (басс. р. Чорох) «in Gaue Sber, 5000—6000′ hoch, C. Koch» (B?).

ЗК: Уруп-Теб.; ЗЗ: Туап.-Адл., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх.

Указан для ЮЗЗ: Джав.-В. Ах. (Габриэлян, 1986 : 146).

Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (сев. Турция).

14. *L. grandiflora* Desf. 1808, Ann. Mus. Hist. Nat. (Paris), 11 : 51, tab. 2. — *L. dalmatica* var. *grandiflora* (Desf.) Boiss. 1879, 4 : 376. — *L. dalmatica* subsp. *grandiflora* (Desf.) Rech. f. 1950, Denkschr. Österr. Akad. Wiss. 87, 4 : 92. — *L. dalmatica* auct. non (L.) Mill.: Ledeb. 1849, Fl. Ross. 3 : 290.

Описан из Турецкой Армении. Тип: «Linaria orientalis flore luteo maximo, Tournefort» (P.).

ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах., Араг.; ЮЗ: Севан., Дар., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ЮЗ: Ерев., Занг. (Гроссгейм, 1932 : 372; Кемулярия-Натадзе, 1952 : 500; Габриэлян, 1986 : 144, 1987 : 307).

Юго-Вост. Европа: Юго-Зап. Азия (Турция, Сирия, Ливан, Ирак, Иран, Пакистан).

15. *L. zangezura* Grossh. 1929, Журн. Русск. бот. общ. 14, 3 : 313. — *L. dalmatica* var. *stenophylla* Bordz. 1931, Бюл. Киев. бот. сада. 12—13 : 137.

Описан по материалам из Армении и Нахичевани. Лектотип (? Габриэлян, 1987 : 307): «Armenia, distr. Zangezur, prope oppidum Gerjusy (Goris), ca. 1600 m, 29 VIII 1926, A. Grossheim et P. Jaroschenko» (ERE).

ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Севан., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; Т.

Указан для ЦЗ: Лори; ЮЗ: Ерев., Дар. (Гроссгейм, 1932 : 372; Габриэлян, 1986 : 144, 1987 : 307).

Эндемик?

16. *L. sabulosa* Czern. ex Klok. 1949, Бот. журн. 34, 1 : 69.

Описан из Крыма. Тип: «in sabuletis circa Eupatoriam, Czernjajev» (KW).

Указан для ЗП: Аз.-Куб.; СЗЗ: Анап.-Гел. (Галушко, 1980 : 74). Юго-Вост. Европа (Крым).

Sect. 3. *Repentes* Valdes, 1970,

Rev. Esp. Eur. Linaria: 25 (non vidi); Viano, 1978, Candollea, 33, 2 : 252. — *L.* sect. *Linariastrum* Chav. § (subsect.) *Versicolores* grex «**» Benth. 1846, in DC. Prodr. 10 : 275, p. p. — *L.* sect. *Speciosae* (Benth.) Wettst. : D. A. Sutton, 1988, Revis. Antirrhin. : 312, p. p., excl. typo.

Тип: *L. repens* (L.) Mill.

Секция представлена многолетними травами, обычно развивающими у основания стеблей стерильные побеги с мутовчатыми листьями, с фиолетовыми, пурпуровыми или белыми венчиками, цельными, нераздвоенными рыльцами, пленчато-окаймленными и обычно в различной степени опушенными долями чашечки, остро трехгранными (иногда узкокрылатыми по ребрам) семенами, конвергентно сходными с таковыми видов секции *Speciosae*. Ввиду отсутствия резких карпологических отличий от последней секции монограф трибы Sutton (1988) объединил секцию *Repentes* с секцией *Speciosae*, от которой она, однако, отличается видами с иным цветом венчиков, листорасположением, наличием стерильных побегов с мутовчатыми листьями, строением долей чашечки и ее опушенностью. Насколько можно судить по эксикатам гербария LE, к этой секции относятся *L. capraria* Moris et De Not, *L. fontanesii* Coss. et Batt., *L. concolor* Griseb., *L. iconia* Boiss., *L. microsepala* A. Kern., *L. monspessulana* (L.) Mill., *L. nissana* Petrov, *L. purpurea* Mill., *L. striata* (Lam.) DC., *L. virgatula* (Brot.) Spreng., *L. parnassica* Boiss. et Heldr., *L. repens* (L.) Mill., *L. sibthorpiana* Boiss. et Heldr., *L. corifolia* Desf. Некоторые из них были включены G. Bentham (1846) в подсекцию *Versicolores* grex «**» и до настоящего время фигурируют в секции *Versicolores* (Benth.) Wettst. (для видов флоры Кавказа и России — *L. monspessulana* и *L. corifolia* — см. Куприянова, 1955; Иванина, 1981; Капанадзе, 1988). После выделения из этой секции видов *Repentes* в секции *Versicolores* остались только однолетние виды с раздвоенными рыльцами и вальковатыми резко поперечно-морщинистыми семенами. Признаки этой группы видов соответствуют диагнозу подсекции *Versicolores* grex «*» Bentham; в том же объеме секцию *Versicolores* принимают сейчас Viano (1978a) и Sutton (1988), последний — вместе с 2 видами секции *Elegantes* Viano.

17. *L. corifolia* Desf. 1808, Ann. Mus. Hist. Nat. (Paris) 11 : 53, tab. 3 — ? *L. dshorochensis* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 718.

Описан из Турецкой Армении («Circa Karput»). Лектотип (Viano, 1978b): «Linaria orientalis coris foliae, flore leucophaeo, Tournefort» (P).

Возможно нахождение в ЮЗ: Ерев. Ближайшие местонахождения в Турции в б. Эриванской губ. (Parnaut). б. Карсской обл. (бас. Аракса, Гассан-Кале, Кагызман, Каракурт, бас. Чороха—Ольту).

Юго-Зап. Азия (Турция, Сирия).

Sect. 4. *Supinae* (Benth.) Wettst. 1891,

in Engl. u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 4, 3 : 59; D. A. Sutton, 1988, Revis. Antirrhin.: 361. — *L.* sect. *Linariastrum* Chav. § 6. (subsect.) *Supinae* et § 4. *Arvenses* Benth. 1846, in DC. Prodr. 10 : 280, 279. — *L.* sect. *Arvenses* (Benth.) Wettst. 1891, l. c. : 59.

Тип: *L. supina* (L.) Chaz.

Bentham (1846) первоначально разделял подсекции *Arvenses* и *Supinae*, включающие однолетние виды с дисковидными семенами, по характеру роста (стебли прямостоячие — приподнимающиеся) и размерам цветков (у первой подсекции 4—9 мм дл., у второй — более 10 мм дл.).

Эти различия в дальнейшем без критического обсуждения были приняты как секционные R. Wettstein (1891), B. Valdes (1970, цит. по Sutton, 1988) и отечественными исследователями (Куприянова, 1950, 1955; Иванина, 1981; Капанадзе, 1988). Однако, как выяснилось в дальнейшем, многие виды секции *Supinae* очень трудно дискриминировать по этому признаку, а по морфологии семян обе секции вообще не различимы. Ввиду этого Sutton (1988) объединил их под названием *Supinae*, и мы следуем ему в данной обработке.

18. *L. micrantha* (Cav.) Hoffmanns. et Link, 1811, Fl. Port. 1, 8 : 258. — *Antirrhinum micranthum* Cav. 1791, Icon. Descr. 1 : 51, tab. 69 (3). — *Linaria parviflora* Desf. 1798, Fl. Atl. 2 : 44, tab. 137. — *L. arvensis* var. *micrantha* (Cav.) Beguinot, 1902, in Fiori et Paol. Fl. Anal. Ital. 2 : 421.

Описан из Испании.

ВЗ: Ширв., Н.-Кур.

Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Сирия, Ирак), Ср. Азия.

19. *L. simplex* (Willd.) DC. 1805, in Lam. et DC. Fl. Fr. ed. 3, 3 : 588. — *Antirrhinum simplex* Willd. 1800, Sp. Pl. ed. 4, 3, 1 : 243. — *Linaria arvensis* var. *simplex* (Willd.) Chav. 1833, Monogr. Antirrhin. : 157. — *L. arvensis* subsp. *simplex* (Willd.) Lange, 1870, in Willk. et Lange, Prodr. Fl. Hisp. 2 : 570. — *L. arvensis* var. *flaviflora* Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 375. — *L. flaviflora* (Boiss.) Cuf. 1963, Bull. Jard. Bot. Bruxelles, 33, Suppl. 4 : 890.

Описан из Франции.

ВК: Ман.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Н.-Кур., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Указан для ВП: Тер.-Кум; ЦК: Малк., В.-Тер.; ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1980 : 74); ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Севан., Дар. (Гроссгейм, 1932 : 371; Кемулярия-Натадзе, 1952 : 518, 1967 : 480 карта 531; Габриэлян, 1986 : 152; 1987 : 316).

Южн., Юго-Вост. Европа: Средиз.; Юго-Зап. Азия (Сирия, Турция, Иран).

Sect. 5. *Pelisserianae* Valdes, 1970,

Rev. Esp. Eur. Linaria : 70.

Тип: *L. pelisseriana* (L.) Mill.

Особенностью этой, по-видимому, монотипной секции является центральное положение рубчика семени, который у прочих видов трибы занимает латеральное положение, а также необычная для остальных видов льнянок бахромчатость пленчатой оторочки семени. К секции отнесен еще *L. triornithophora* (L.) Willd., также имеющий центральное положение рубчика семени. По всем остальным признакам этот высокий многолетник с мутовчатыми стеблеобъемлющими листьями и самыми крупными в роде цветками (до 55 мм дл.) резко отличается от *L. pelisseriana*, так что объединение обоих видов в одну секцию по данному, вероятно, конвергентно возникшему карпологическому признаку едва ли оправдано.

20. *L. pelisseriana* (L.) Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8 : n 11. — *Antirrhinum pelisserianum* L. 1753, Sp. Pl. : 615.

Описан из Франции.

ВК: Ман.-Самур. («In campis pr. Derbend, 1830» s. coll.; «Caucasus, in campis, Wittmann», Herb. Ledeb.)

Указан для ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Кемулярия-Натадзе, 1952 : 518) и «Сомхетии» (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 479; Капанадзе, 1988 : 1482). Указания сомнительны.

Южн., Юго-Вост. Европа, Средиз., Юго-Зап. Азия (Сирия, Ливан, Турция).

Sect. 6. *Diffusae* (Benth.) Wettst. 1891,

in Engl. et Prantl, Naturl. Pflanzenfam. 4, 3 : 59; D. A. Sutton, 1988, Revis. Antirrhin.: 335 — *L.* sect. *Linariastrum* Chav. § 7. (subsect.) *Diffusae* et § 5. *Minutiflorae* Benth. 1846, in DC. Prodr. 10 : 284. — *L.* sect. *Minutiflorae* (Benth.) Kuprian. 1950, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 9 : 53; она же, 1955, Фл. СССР, 22 : 224, sine auct. comb.

Лектотип (Viano, 1978b : 223) : *L. reflexa* (L.) Chaz.

По первоначальной трактовке Bentham (1846) виды этой секции в отличие от видов группы подсекции *Versicolores* grex «**» с цельными рыльцами и подсекции *Minutiflorae* характеризуются восходящими или приподнимающимися, раскидистыми фертильными побегами, мутовчатыми в нижней части стебля листьями, венчиками крупнее 1 см дл., обратнояйцевидными искривленными или почковидными бескрылыми морщинистыми семенами.

В результате карпологических исследований Sutton (1988) расширил трактовку секции *Diffusae*, включив в нее виды подсекции *Minutiflorae* Benth. Несмотря на внешнеморфологический полиморфизм входящих сюда видов, эта секция имеет карпологическую определенность — у ее видов на поверхности семян имеются альвеолярные, бугорчатые или короткожелобчатые структуры в отличие от видов секции *Versicolores* s. str. с глубоко поперечно-морщинистыми семенами.

Кроме того, Sutton (1988) обособил ранее включенные Bentham (1846) в подсекцию *Versicolores* grex «**» виды *L. armeniaca* и *L. halepensis* в особую секцию *Macrocentrum* на основании относительных размеров адаксиальной доли чашечки и наличия придатков у основания абаксиальных тычинок. При просмотре помещенных в монографии Sutton (1988) фотографий семян этих видов, а также карпологического материала в гербарии LE мы обнаружили альвеолярную структуру семенной кожуры, сходную с таковой ряда видов секции *Diffusae*, ввиду чего мы оставляем выделенную Sutton (1988) секцию *Macrocentrum* в качестве подсекции данной секции. Аналогичным образом поступил и сам Sutton при обработке секции *Supinae*, включив в нее в качестве подсекции секцию *Trimerocalyx* Murb., единственный вид которой *L. paradoxa* Murb. имеет уникальный в роде признак: 3 сросшиеся в 1 лопасть адаксиальные доли чашечки — признак значительно более своеобразный и существенный, чем использованный Sutton для обособления его секции *Macrocentrum*.

Subsect. 1. *Diffusae* Benth.

Адаксиальная лопасть чашечки равна боковым или длиннее их.

21. *L. reflexa* (L.) Chaz. 1790, Suppl. Dict. Jard. 2 : 40; Desf. 1798, Fl. Atl. 2 : 42. — *Antirrhinum reflexum* L. 1759, Syst. Nat. ed. 10, 2 : 1112.
Описан из Алжира.
ЗЗ: Абх. (заносн.)
Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.

22. *L. albifrons* (Sibth. et Smith) Steud. 1821—24, Nomencl. Bot. ed. 1 : 482. — *Antirrhinum albifrons* Sibth. et Smith, 1809, Fl. Graec. Prodr. 1 : 432. — *Linaria minutiflora* C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc. : 109. — *L. modesta* Boiss. 1853, Diagn. Pl. Or. Nov. Ser. 1, 2, 12 : 43.
Описан с о-ва Родос Эгейского моря.
ВЗ: Ширв.
Средиз.; Юго-Зап. Азия (Саудовская Аравия, Палестина, Сирия, Иордания, Ирак, Иран).

Subsect. 2. Macrocentrum (D. A. Sutton) Menits. comb. nov.

— *Linaria* sect. *Macrocentrum* D. A. Sutton, 1980, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 81 : 171; id, 1988, Revis. Antirrh. : 452.
Тип: *L. armeniaca* Chav.
Адаксиальная лопасть чашечки в 1.5—2 раза короче боковых.

23. *L. armeniaca* Chav. 1833, Monogr. Antirrh. : 147. — *L. segetalis* C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 286.
Описан из Турецкой Армении. Лектотип (Sutton, 1988 : 455): «Linaria Armenia foliis Linariae vulgaris flore caeruleo palato carente, Tournefort» (BM).
ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.
Указан для ВЗ: Караб. (Карягин, 1957 : 455); ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах. (Кемулярия-Натадзе, 1952 : 517; Габриэлян, 1987 : 311); Севан., Занг. (Гроссгейм, 1932 : 370; Кемулярия-Натадзе, 1967 : 484, карта 537; Габриэлян, 1986 : 148, 1987 : 311).
Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

24. *L. chalepensis* (L.) Mill. 1768, Gard. Dict. ed. 8 n 12. — *Antirrhinum chalepensis* L. 1753, Sp. Pl. : 617.
Описан из Италии.
ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; Т.
Указан для ЮЗ: Дар. (Габриэлян, 1986 : 148). Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Сирия, Ливан, Палестина, Турция, Ирак, Иран, Саудовская Аравия); Сев. Африка.

? Sect. 7. *Versicolores* (Benth.) Wettst. 1891,

in Engl. u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 4, 3 : 59. — *L.* sect. *Linariastrum* Chav. § 3. (subsect.) *Versicolores* grex «*» Benth. 1846, in DC. Prodr. 10 : 275. — ? Sect. *Corrugatae* Kapanadze, 1988, Бот. журн. 73, 10 : 1480.

Тип: *L. versicolor* (Jacq.) Chaz., nom. ambig.

Неотип (Viano, 1978a : 49) : *L. viscosa* (L.) Chaz.

25. *L. corrugata* Karjag. 1944, Изв. Азерб. фил. АН СССР, 10 : 52. — *L. corifolia* auct. non Desf.: Куприян. 1955, Фл. СССР, 22 : 219.

Описан из Восточного Закавказья. Тип: «Апшеронский п-ов, около с. Мардакяны, в посевах, 12 V 1930, И. Карягин» (BAK?).

Указан для ВЗ: Ширв.

Эндемик ?

Примечание. Никаких материалов в LE по этому виду мы не видели, нет их в настоящее время и в Баку (BAK) (Р. Аскерова, личное сообщение); отнесение его к секции *Versicolores* провизорное, основанное на указании автора об однолетней жизненной форме и почковидных мелких глубоко поперечно-морщинистых семенах. Для точного определения секционной принадлежности вида необходимы признаки рыльца (раздвоенные или цельные); нет этого признака ни в описании вида, ни в новой секции *Corrugatae* в работе М. Б. Капанадзе (1988), в которой она не указывает, чем отличается данная секция от секций *Versicolores* и *Diffusae*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 96-04-49781 и 96-07-89345).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов н/Д., 1980. Т. 3. 328 с.

Габриэлян Э. Ц. Обзор видов рода *Linaria* Mill. (*Scrophulariaceae*) Армении // Новости сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 143—153.

Габриэлян Э. Ц. *Linaria* Mill., Льнянка. // Флора Армении. Ереван, 1987. Т. 8. С. 303—316.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 1-е изд. Тифлис; Эривань, 1932. Т. 3. 405 с.

Иванина Л. И. Льнянка — *Linaria* Mill. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 229—236.

Капанадзе М. Б. Конспект кавказских представителей рода *Linaria* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1473—1482.

Карягин И. И. Род *Linaria* Mill. — Льнянка // Флора Азербайджана. Баку, 1957. Т. 7. С. 443—457.

Кемулярия-Натадзе Л. М. *Linaria* Juss. // Флора Грузии. Тбилиси, 1952. Т. 7. С. 497—518. (На груз. яз.).

Кемулярия-Натадзе Л. М. *Linaria* L. — Льнянка. // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. 2-е изд. Л., 1967. Т. 7. С. 474—485.

Куприянова Л. А. Систематический обзор льнянок СССР // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1950. Вып. 9. С. 38—70.

Куприянова Л. А. Род Льнянка — *Linaria* Mill. // Флора СССР. М.; Л., 1955. Т. 22. С. 178—225.

Меницкий Ю. Л. Конспект кавказских видов *Linaria* (*Scrophulariaceae*). I. Секция *Linaria* // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 122—132.

Bentham G. *Linaria* Juss. // A. P. Decandolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1846. Vol. 10. P. 266—288.

Chater A. O., Valdes B., Webb D. A. *Linaria* Mill. // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 226—236.

Davis P. H. Materials for a flora of Turkey. *Primulaceae* and *Scrophulariaceae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1978. Vol. 36. N 1. P. 1—22.

Sutton D. A. A revision of the tribe *Antirrhineae*. London; Oxford, 1988. 575 p.

Valdês B. Revision de las especies europeas de *Linaria* con sevillas allades // An. Univ. Hisp. Ser. Cienc. 1970. N 7. P. 1—288.

Viano J. Les linaires á graines aptères du bassin méditeranéen occidental. 1. *Linaria* sect. *Versicolores* // Candollea. 1978a. Vol. 33. P. 43—88.

Viano J. Les linaires á graines aptères du bassin méditeranéen occidental. 2. *Linaria* sect. *Elegantes, Bipunctatae, Diffusae, Speciosae, Repentes* // Candollea. 1978b. Vol. 33. P. 209—267.

Wettstein R. Linaria Juss. // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Berlin, 1891. T. 4. Abt. 3. S. 59.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 V 1998

SUMMARY

The second part of the conspectus of Caucasian *Linaria* species contains 14 species belonging to sect. *Speciosae, Repentes, Supinae, Pelisserianae, Diffusae* and *Versicolores*, with species typification and distribution patterns accepted in Caucasus flora conspectus project. Some aspects of sectional systematics of *Linaria* are discussed and one intrasectional combinations is proposed.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(571.63) : 582.542.1

© В. П. Верхолат, С. Ю. Гришин

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ *ILEX RUGOSA* (*AQUIFOLIACEAE*) НА СЕВЕРНЫХ КУРИЛАХ (ОСТРОВ ПАРАМУШИР)

V. P. VERKHOLAT, S. Yu. GRISHIN. NEW LOCATION OF *ILEX RUGOSA* (*AQUIFOLIACEAE*) IN THE NORTHERN KURILES (PARAMUSHIR ISLAND)

Впервые для о-ва Парамушир приводится местонахождение *Ilex rugosa*, наиболее северное на островах Курильской гряды, что отодвигает здесь границу ареала субтропического рода *Ilex* за 50° с. ш.

Ключевые слова: *Ilex rugosa*, Курилы, ареал.

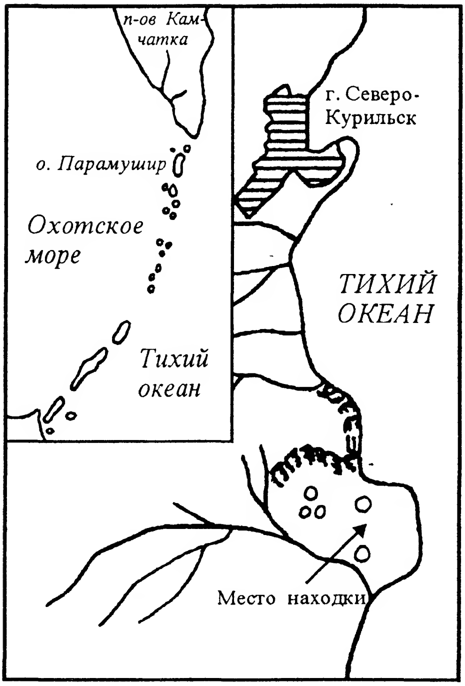
При обследовании в июле 1997 г. растительного покрова северной части о-ва Парамушир, расположенного на севере Курильской гряды, было обнаружено первое на острове место произрастания падуба морщинистого *Ilex rugosa* Fr. Schmidt.: «О-в Парамушир, в 8 км к югу от г. Северо-Курильск, в урочище „Черные озера", на холме, под пологом кедрового стланика, 20 VII 1997, В. Верхолат» (LE).

О-в Парамушир — крупнейший из островов северной части архипелага (более 2000 км^2), имеет горный рельеф с преобладающими высотами 500—1000 м над ур. м., образованный вулканическими и ледниковыми формами, а также многочисленными морскими террасами (Камчатка..., 1974). Низкие температуры вегетационного периода (Tatewaki, 1957; Справочник..., 1970) не позволяют развиваться лесной растительности. Зональной растительностью являются покровы ольхового (*Alnus fruticosa* Pall.) и в меньшей степени кедрового (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) стлаников. В системе зональности, выполненной на основе объективных биоклиматических индексов, северные Курилы были отнесены к субарктической подзоне (Grishin, 1995).

Урочище «Черные озера» (около 20 м над ур. м.) представляет собой слегка холмистое дно, вероятно, древней вулканической кальдеры. С севера и запада оно окаймлено крутыми скалистыми склонами кальдеры, с востока и юго-востока отгорожено от берега океана высокой морской террасой, а с юга открывается в долину р. Северянки (см. рисунок). Высота холмиков — 3—8 м, их вершины и склоны покрыты зарослями кедрового и ольхового стлаников; между холмами располагаются небольшие озера и заболоченные участки.

Ilex rugosa обнаружен почти в центре урочища, на одном из таких холмов, под пологом разреженнопокровного кедрового стланика (сомкнутость крон 95 %, высота приподнимающейся части стволов до 1.5—2.0 м, стелющейся — 0.5—1.0 м при диаметре 10—12 см). Сообщество занимает выпуклую вершину и верхнюю часть пологих (до 10°) склонов южных и восточных экспозиций. В средней части склона холма к кедровым зарослям подступают ольховые заросли, а в нижней — куртины рябины *Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem. и полосы крупнотравья (*Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim., *Senecio cannabifolius* Less. и др.). Популяция *Ilex rugosa* представлена небольшим числом цветущих распростертых на подстилке побегов длиной 20—30 см. Проективное покрытие едва достигает 1—2 %. Падуб является практически единственным видом в напочвенном покрове ценоза.

На российском Дальнем Востоке находится северный предел современного распространения субтропического рода *Ilex* L. На земном шаре падуб представлен



Место находки *Ilex rugosa.*

440 видами, распространенными в основном в тропических и субтропических районах Южной Америки и Азии. Только 7 видов произрастают на территории бывшего СССР, причем 4 из них (*I. hyrcana* Pojark., *I. stenocarpa* Pojark., *I. imerethica* Gagnidze, *I. colchica* Pojark.) растут в смешанных широколиственных лесах Кавказа и 3 — на российском Дальнем Востоке (Пояркова, 1949; Киселева, 1985; Черепанов, 1995): это крупные вечнозеленые кустарники *I. crenata* Thunb. (1—2 м выс.) и *I. sugerokii* Maxim. (до 3 м выс.), а также ползучий кустарник *I. rugosa*, особенности распространения которого на материке (изолированные участки в бассейнах рек Бикин и Хор) и островах позволили Д. П. Воробьеву (1963) отнести его ареал к материково-островному типу.

Все 3 дальневосточных вида падуба представляют южный вечнозеленый элемент во флоре Курильских о-вов, считаются реликтами третичного периода, включены в списки охраняемых в регионе растений (Красная..., 1978; Редкие и исчезающие..., 1981; Харкевич, Качура, 1981). В настоящее время они охраняются на территории Курильского заповедника (Заповедники..., 1985). *I. rugosa*, как находящийся в северной части своего ареала, имеет статус с «сокращающейся численностью» (категория 3).

Сведения о распространении *I. rugosa* на Курилах первоначально были собраны японскими ботаниками (Tatewaki, 1957 и более ранние публикации) и приводились другими исследователями, не работавшими на средних Курилах (Воробьев, 1956, 1963). Так, Воробьев (1963) считал, что о-в Расшуа (средние Курилы) — последний северный остров, на котором растет этот вид. Но уже в следующем году Е. М. Егорова (1964) привела более северное местопроизрастание *I. rugosa* — на о-ве Шиашкотан, в зарослях кедрового стланика (высота древесного полога до 2 м) на склоне горы Пиковой. А. М. Черняева (1973) во время экспедиционных работ 1962 г. обнаружила вид на о-ве Онекотан. Популяция и в этом случае была приурочена к зарослям кедрового стланика.

Таким образом, учитывая все известные сборы, можно считать, что современный ареал *I. rugosa* на Курилах доходит до 50°30′ с. ш. и охватывает следующие острова гряды: южные — Кунашир, Итуруп, Шикотан; средние — Уруп, Расшуа, Симушир, Кетой; северные — Шиашкотан, Онекотан и Парамушир (Tatewaki, 1957; Ворошилов, 1966, 1982; Воробьев, 1968; Определитель..., 1974; Киселева, 1985).

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-05-64967).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьев Д. П. Материалы к флоре Курильских островов // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. ботан. Т. III (V). 1956. С. 1—79.

Воробьев Д. П. Растительность Курильских островов. М.; Л., 1963. 92 с.

Воробьев Д. П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., 1968. 277 с.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 478 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Егорова Е. М. К флоре острова Шиашкотан // Бюл. ГБС АН СССР. 1964. Вып. 54. С. 114—120.

Заповедники Дальнего Востока // Заповедники СССР. М., 1985. 319 с.

Камчатка, Курильские и Командорские острова (История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока). М., 1974. 439 с.

Киселева К. В. Сем. Падубовые — *Aquifoliaceae* Bartling // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Т. 3. Л., 1985. С. 150—152.

Красная Книга СССР. М., 1978. 459 с.

Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л., 1974. 372 с.

Пояркова А. И. Сем. Падубовые — *Aquifoliaceae* DC. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 539—546.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. 2-е изд., доп. Л., 1981. 262 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 34. Сахалинская обл. Л., 1970. Ч. II. 200 с.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 232 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Черняева А. М. К флоре острова Онекотана // Бюл. ГБС АН СССР. 1973. Вып. 87. С. 21—29.

Grishin S. Yu. The boreal forests of north-eastern Eurasia // Vegetatio. 1995. Vol. 121. P. 11—21.

Tatewaki M. Geobotanical studies on the Kurile Islands // Acta Horti Gotoburgensis. 1957. Vol. 21. N 2. 123 p. + 14 plates.

Биолого-почвенный
институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 10 X 1997

SUMMARY

Ilex rugosa Fr. Schmidt (*Aquifoliaceae*) is recorded in Paramushir Island (Northern Kuriles) for the first time. This is the northernmost location in Kuriles. Thus, modern border of *Ilex rugosa* area in the Islands reaches in latitude 50 °N.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 582.232/.275(571.63)

© Л. А. Медведева

ОБЗОР АЛЬГОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ЗАПОВЕДНИКАХ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

L. A. MEDVEDEVA. REVIEW OF ALGAL INVESTIGATIONS IN PRIMORYE REGION RESERVES

Приведен обзор исследований пресноводных водорослей в заповедниках Приморского края: «Кедровая падь», Уссурийский, Лазовский, Сихотэ-Алинский биосферный, Ханкайский, Дальневосточный морской.

Ключевые слова: водоросли, заповедники, Приморский край.

На территории Приморского края находятся 6 различных по площади и статусу заповедников: «Кедровая падь», Уссурийский заповедник им. акад. В. Л. Комарова, Лазовский заповедник им. Л. Г. Капланова, Дальневосточный морской заповедник, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник и самый молодой — Ханкайский заповедник (см. рисунок). В настоящее время с различной степенью подробности изучены альгофлоры большинства из них.

Заповедник «Кедровая падь». Флористические исследования пресноводных водорослей заповедника «Кедровая падь» были начаты Л. А. Кухаренко в 1959 г., первые результаты были опубликованы через 5 лет (Кухаренко, 1964). В более поздней статье (Кухаренко, 1970) приведены некоторые материалы по флоре десмидиевых водорослей Приморского края, в том числе и найденных на территории заповедника «Кедровая падь». Затем список водорослей заповедника дополнялся и достиг 135 видов и внутривидовых таксонов: *Cyanophyta* — 18, *Bacillariophyta* — 83, *Chlorophyta* — 32, *Chrysophyta* и *Rhodophyta* — по 1 (Кухаренко, 1972). Позднее был дополнен список диатомей заповедника (Журкина, Кухаренко, 1974).

В сводке Кухаренко (1989) «Водоросли пресных водоемов Приморского края» дано описание альгологических комплексов некоторых водотоков заповедника, приведены массовые виды из зеленых, синезеленых и диатомовых водорослей. Из золотистых водорослей только *Hydrurus foetidus* Kirchn. образовывал массовые обрастания на камнях в ложе р. Кедровая и ряде ее притоков. Одновременно с этим видом вегетировали некоторые виды рода *Ulothrix*. Эпифитно на нитях *Ulothrix* развивались диатомовые водоросли, они же образовывали и самостоятельные обрастания на камнях. В нижнем течении реки *Hydrurus foetidus* сменялся видами *Oedogonium, Mougeotia, Spirogyra, Zygnema*. К концу лета в большом количестве были обнаружены синезеленые водоросли. Уточненный список водорослей насчитывал 110 видов.

В 1993 г. были опубликованы предварительные сведения о биомассе и скорости фотосинтеза эпилитона р. Кедровая (Tominaga et al., 1993). Биомасса водорослей в изучаемый период была невелика — 50 мг/м^2. Валовая скорость фотосинтеза при интенсивном освещении оценивалась около 8 мг О/(мг С · ч), а чистая продукция была равна 10 мг О/(м^2 · сут). По содержанию фотосинтетических пигментов дана оценка степени развития водорослей перифитона р. Кедровая (Сиротский, Медведева, 1996). Концентрация хлорофилла «а» в перифитоне р. Кедровая колебалась от 7.60 до 8.83 мг/м^2.

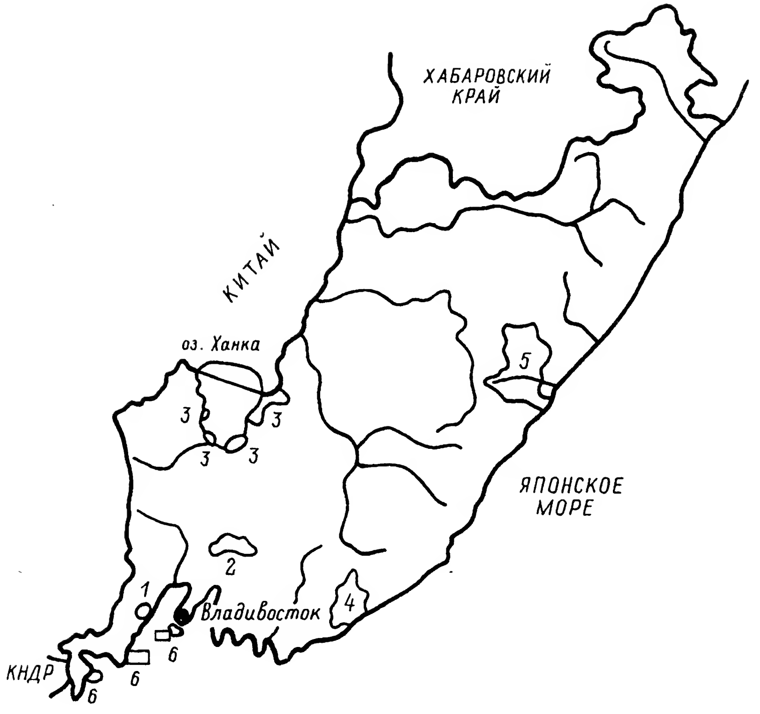


Схема расположения заповедников на территории Приморского края.

Заповедники: *1* — «Кедровая падь», *2* — Уссурийский, *3* — Ханкайский, *4* — Лазовский, *5* — Сихотэ-Алинский биосферный, *6* — Дальневосточный морской.

Изучены структурные и функциональные показатели водорослей эпилитона р. Кедровая (Медведева, 1996). Видовой состав водорослей как на плесе, так и на перекате реки был примерно одинаков. Приведены минимальные и максимальные значения общей численности, биомассы и величины хлорофилла «а» водорослей эпилитона отдельно на плесе и перекате. Численность водорослей колебалась от 691.2 до 3 841 040 млн кл./м^2, биомасса — от 0.07 до 88.2 г/м^2, концентрация хлорофилла «а» — от 0.09 до 15.2 мг С/м^2. Численность и биомасса водорослей (как минимальные, так и максимальные) стабильно увеличиваются от апреля к июню.

Данные экспериментов по определению первичной продукции перифитона р. Кедровая на основе кратких экспозиций проб охарактеризованы в совместной работе Л. А. Медведевой и С. Е. Сиротского (1996).

По последним данным (Medvedeva, 1995), общий список водорослей бассейна р. Кедровая составляет 243 таксона, принадлежащих к 8 отделам: *Cyanophyta* — 25, *Bacillariophyta* — 141, *Chlorophyta* — 69, *Xanthophyta* — 4, *Chrysophyta, Dinophyta, Euglenophyta* и *Rhodophyta* — по 1. В обрастаниях камней преобладают диатомовые водоросли *Hannaea arcus* (Ehr.) Patr., *Cymbella minuta* Hilse ex Rabh., *Diatoma mesodon* (Ehr.) Kütz., *Achnanthes lanceolata* (Bréb.) Grun., *Cocconeis placentula* Ehr., *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehr., *S. goulardi* (Bréb.) Hust. Из других отделов массового развития достигали *Hydrurus foetidus, Phormidium autumnale* (Ag.) Gom., *P. uncinatum* (Ag.) Gom., *Ulothrix zonata* (Web. et Mohr.) Kütz. и *Spirogyra* sp. В целом комплексы водорослей остались неизменными по сравнению с данными Кухаренко (1964).

Уссурийский заповедник им. В. Л. Комарова. А. Г. Хахина (1936) опубликовала результаты альгологических исследований верховьев р. Комаровки, расположенных на территории Уссурийского заповедника. Были обследованы основные реки и ключи заповедника. Приведенный список насчитывал 115 видов, разновидностей и форм водорослей (из них 8 определены до родов): диатомовые — 88, синезеленые — 8, улотриксовые — 6, десмидиевые — 4, флагелляты — 2, зигнемовые — 2, сифоновые, эдогониевые, разножгутиковые и красные — по 1 (сохранена терминология оригинала).

Изучение водорослей заповедника было продолжено спустя сорок лет (Кухаренко, Медведева, 1978). Комплекс доминирующих видов в реках и ключах за это время не претерпел существенных изменений. Его основу составляли следующие виды: *Phormidium ambiguum* Gom., *P. autumnale, P. uncinatum* из синезеленых водорослей; *Ceratoneis arcus* Ehr. (Kütz.) (*Hannaea arcus*), *Cymbella turgidula* Grun., *C. ventricosa* Kütz., *Synedra ulna, Amphora ovalis* (Kütz.) Kütz., *Diatoma hiemale* (Lyngb.) Heib. var. *mesodon* (Ehr.) Grun., *Melosira varians* Ag., *Meridion circulare* (Grev.) Ag. из диатомей; *Ulothrix zonata, Stigeoclonium tenue* (Ag.) Kütz., *Oedogonium oblongum* Wittr. из нитчатых зеленых водорослей. Опубликованный список содержал 260 видовых и внутривидовых таксонов: *Cyanophyta* — 28, *Bacillariophyta* — 172, *Chlorophyta* — 48, *Xanthophyta* — 6, *Chrysophyta* — 3, *Euglenophyta* — 2, *Rhodophyta* — 1.

Согласно эколого-систематическому анализу флоры диатомовых водорослей (Кухаренко, Медведева, 1981), подавляющее число обнаруженных диатомей — бентосные олигогалобы широкого распространения, предпочитающие слегка щелочную среду обитания. По количеству видов и роли в обрастаниях преобладают бетамезо- и олигосапробионты.

В дальнейшем была предпринята попытка изучить закономерности распределения водорослей перифитона по течению реки и выявить виды-индикаторы, характерные для определенных ее участков (Никулина, 1987). Дендрограмма, построенная методом средней, показала высокую степень сходства водорослевых сообществ обследованных участков реки. На основании распределения доминирующих видов выделено 2 группы комплексов. Первая группа, с доминированием *Meridion circulare*, занимает участок в верховьях реки, вторая — участок среднего течения. Здесь доминировали *Achnanthes minutissima* Kütz., *Cymbella ventricosa, C. tumida* (Bréb.) V. H. Оценка качества воды р. Комаровки показала, что изученные участки реки можно отнести ко II и III классам чистоты воды, т. е. к чистым и умеренно загрязненным водам (Никулина, 1994).

Имеются сведения о составе и структуре группировок почвенных водорослей в хвойно-широколиственных лесах заповедника (Костиков, 1994).

В настоящее время подведен итог в изучении водорослей Уссурийского заповедника. Составлен список водорослей, включающий 288 видов (вместе с разновидностями и формами — 400 таксонов), изучены местонахождения, описаны группировки водорослей различных участков р. Комаровки, дана краткая эколого-географическая характеристика альгофлоры (Никулина и др., 1996).

Ханкайский заповедник. Этот самый молодой заповедник Приморского края организован в 1989 г. Однако растительный и животный мир оз. Ханка давно привлекал внимание биологов. Первым исследователем альгофлоры оз. Ханка был замечательный русский альголог Б. В. Скворцов. В большой работе, посвященной диатомовым водорослям озера (Скворцов, 1929), приведены оригинальные диагнозы и рисунки 245 таксонов диатомей. Состав водорослей оказался исключительно своеобразным, около 100 форм были выделены как новые для науки. Найден ряд видов, характерных для южных и тропических областей. Наличие редких и эндемичных видов — характерная особенность альгофлоры оз. Ханка. Автор пришел к мысли о весьма древнем происхождении озера.

Сведения о фитопланктоне оз. Ханка приведены в работе Хахиной (1937). Фитопланктон состоял в основном из синезеленых водорослей: *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Anabaena* sp. Позднее появились данные об ископаемых диатомовых водорослях озера (Жузе, 1952, 1953;

Никольская, 1952). В работе А. П. Жузе (1953) имеются также некоторые данные о современных диатомеях оз. Ханки. Диатомовые в грунтах озера представлены небольшим числом видов *Aulacoseira* и *Stephanodiscus*. Присутствуют также представители родов *Neidium, Caloneis, Amphora, Surirella, Cymatopleura*.

В работе В. В. Журкиной (1958) кратко охарактеризована динамика массовых видов синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды (из родов *Microcystis, Aphanizomenon, Anabaena*). «Цветущие» зоны достигали не менее 20 км в ширину, сплошь покрывая зеркало водоема. Толщина водорослевого слоя доходила до 1.5—2 м. Массовое развитие диатомовых, вызывающее подледное мелозировое цветение, отмечено весной и в зимнее время. Систематический список водорослей оз. Ханка (Журкина, 1959) насчитывал 80 видов разновидностей и форм водорослей, исключая диатомовые: *Chrysophyta* — 3, *Euglenophyta* — 4, *Xanthophyta* — 2, *Chlorophyta* — 48, *Cyanophyta* — 23. В течение всего периода исследований фитопланктон характеризовался постоянным присутствием диатомовых водорослей, наибольшее развитие которых наблюдалось в осеннее время. Летом массового развития достигали синезеленые водоросли родов *Microcystis, Gloeocapsa, Aphanothece* и особенно *Anabaena*, вегетирование которых продолжалось до поздней осени. В работе Журкиной (1960), посвященной изучению фитопланктона оз. Тростниковое (залив оз. Ханка), отмечено «цветение» озера вследствие массового развития нитчатых и колониальных синезеленых водорослей в сочетании с диатомовыми. Приведен список, включающий 42 вида водорослей.

После длительного перерыва изучением фитопланктона оз. Ханка занимались красноярские ученые. По результатам годовой съемки были охарактеризованы видовой состав, динамика численности и биомассы водорослей, а также продукционные характеристики фитопланктона (Щур и др., 1995). За период исследований было обнаружено 180 видовых и внутривидовых таксонов водорослей: *Cyanophyta* — 26, *Euglenophyta* — 9, *Dinophyta* — 2, *Cryptophyta* — 4, *Chrysophyta* — 12, *Bacillariophyta* — 64, *Xanthophyta* — 1, *Chlorophyta* — 62. К сожалению, общий список видов в работе не приводится. В зимний и весенний периоды основную биомассу фитопланктона и его видовое разнообразие составляли диатомовые водоросли. Летом и осенью увеличивается число видов зеленых водорослей и их биомасса, которая становится соизмеримой с биомассой диатомовых. В июле и октябре биомассу фитопланктона в равной степени формировали следующие виды: *Snowella rosea* (Snow) Elenk., виды родов *Synechocystis, Gloeocapsa, Synechococcus, Merismopedia* из синезеленых водорослей, виды *Stephanodiscus, Cyclotella, Nitzschia, Navicula, Aulacoseira* из диатомовых, *Schroederia setigera* (Schröd.) Lemm., *Ulothrix tenerrima* Kütz., виды родов *Ankistrodesmus, Monoraphidium, Scenedesmus* из зеленых водорослей и золотистые *Dinobryon divergens* Imh. и *Mallomonas tonsurata* Teil. Максимальная и минимальная биомассы фитопланктона зафиксированы в подледный период в прибрежной зоне — 30.13 и 0.002 г/м^3 соответственно. Первичная продукция в течение года изменялась от 0.20 до 0.76 г O/м^3 в сутки, деструкция органического вещества — от 0.32 до 0.80 г O/м^3 в сутки. Наиболее низкий индекс самоочищения (отношение валовой первичной продукции к деструкции) наблюдался зимой и летом: 0.31 и 0.60 соответственно, а максимальный — весной и осенью: 0.67 и 1.12. Авторы охарактеризовали оз. Ханка как мезотрофное с чертами олиготрофности.

Лазовский заповедник им. Л. Г. Капланова. Первые исследования водорослей заповедника были предприняты Т. Ф. Виденичевой. Часть материала, а именно 96 редких таксонов, приведены в монографии Кухаренко (1989). Наиболее интересные виды найдены среди желтозеленых, эвгленовых и зеленых водорослей.

В дальнейшем Т. В. Догадина и Л. А. Кухаренко (1990) провели большую работу по инвентаризации альгофлоры Лазовского заповедника. Список водорослей насчитывает 601 вид (с разновидностями и формами — 698) из 173 родов, 73 семейств и 8 отделов: *Cyanophyta* — 51 (58), *Chrysophyta* — 12 (14), *Bacillariophyta* —

166 (209), *Cryptophyta* — 3, *Dinophyta* — 10, *Euglenophyta* — 53 (55), *Chlorophyta* — 287 (330). Наиболее разнообразно представлены зеленые и диатомовые водоросли. Большое количество видов, особенно из отделов желтозеленых, динофитовых, эвгленовых и зеленых водорослей, указаны впервые для территорий Приморья, Дальнего Востока и России.

Несколько статей посвящены почвенным водорослям заповедника. В работе В. М. Андреевой и О. Я. Чаплыгиной (1989) указано 26 видов водорослей из порядка хлорококковых и 5 из порядка хлоросарциновых. Отмечено, что наиболее благоприятными для развития этих водорослей являются открытые, светлые, достаточно увлажненные экотопы.

Наиболее характерные и доминирующие виды водорослей в зональных смешанных лесах заповедника описаны в работе И. В. Костикова (1993). Позднее Костиков (1995) приводит описания 3 новых для науки видов желтозеленых водорослей: *Chlorellidiopsis mirabilis* Kost., *Ilsteria pseudotetracoccus* Kost. и *Gloeobotrys mandzurica* Kost. Все 3 вида были найдены в бурой горно-лесной почве дубовых и дубово-кедровых фитоценозов на склонах различной экспозиции сопки Туманная.

Сихотэ-Алинский биосферный заповедник. Первые альгологические исследования на территории Сихотэ-Алинского заповедника были начаты автором в 1976 г. Исследованиями были охвачены практически все основные водоемы заповедника. Материалы по изучению альгофлоры начали печататься с 1981 г. (Медведева, 1981, 1982, 1983). Вскоре были опубликованы данные о водорослях р. Колумбе (Пещерной) (Медведева, 1984). Список водорослей насчитывал 149 видов из 7 отделов: *Cyanophyta* — 7, *Euglenophyta* — 1, *Chrysophyta* — 2, *Bacillariophyta* — 111, *Xanthophyta* — 3, *Rhodophyta* — 1, *Chlorophyta* — 24. Охарактеризованы группировки водорослей, указано несколько редких видов; как особенность альгофлоры реки отмечено большое разнообразие диатомей и видов рода *Closterium*.

В альгофлоре бассейна р. Серебрянки (Медведева, 1986а) было найдено 366 видов (включая внутривидовые таксоны — 500). Выделены основные комплексы водорослей, дана характеристика альгофлоры по категориям галобности, сапробности и отношению к pH среды. Из редких видов указаны *Clastidium setigerum* Kirchn., *Navicula texana* Patr., *Caloneis pulchra* Messik., *Amphora delphinea* (Bail.) A. S. var. *minor* Cl. Отмечено, что в целом альгофлора р. Серебрянки и ее притоков состоит преимущественно из бентосных, олигогалобных, бетамезосапробных арктоальпийских и бореальных видов, предпочитающих среду обитания со слегка щелочной реакцией. Вследствие замедления скорости течения и проникновения соленых вод Японского моря в устье реки наблюдается появление планктонных и мезогалобных видов.

Альгофлора оз. Голубичного (Медведева, 1986б) была представлена 308 видами (включая разновидности и формы — 356), распределяющихся по отделам следующим образом: *Cyanophyta* — 30, *Euglenophyta* — 4, *Chrysophyta* — 1, *Bacillariophyta* — 155, *Xanthophyta* — 5, *Rhodophyta* — 1, *Chlorophyta* — 112. Разнообразными в видовом отношении и многочисленными были диатомовые и десмидиевые водоросли. На поверхности воды у берега в массе вегетировали *Anabaena contorta* Bachm. и *A. lemmermanii* P. Richt. В обрастаниях камней кроме диатомей *Cymbella gracilis* (Ehr.) Kütz., *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *T. flocculosa* (Roth) Kütz., *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun., *Gomphonema acuminatum* Ehr. развивались зеленые *Bulbochaete intermedia* De Bary, *Oedogonium oblongum*. Указаны редкие виды — *Anabaena echinospora* Skuja, *Cosmoastrum lapponicum* (Schmidle) Pal.-Mordv., *Sirodotia suecica* Kylin, *Eunotia rostellata* Hust. ex Patr. В альгофлоре озера преобладают бентосные, ацидофильные, арктоальпийские виды.

Были проведены альгологические исследования 5 горных Солонцовских озер (Медведева, 1987а). Охарактеризована альгофлора каждого озера, отмечено их своеобразие. В качестве доминантов вегетировали *Cylindrospermum alatosporum* Fritsch, *Euastrum bidentatum* Näg., *Netrium digitus* (Ehr.) Itzigs. et Rothe, *Fragilaria* *pinnata* Ehr., *F. bicapitata* A. Mayer, *Tabellaria fenestrata, T. flocculosa*, нитчатки из родов *Spirogyra* и *Mougeotia* и другие виды. Большим разнообразием отличались диатомовые и десмидиевые водоросли. Совокупная флора озер состояла из 285 видов водорослей и 7 отделов (вместе с таксонами рангом ниже вида — 356). Отмечено, что альгофлора Солонцовских озер отличается исключительным своеобразием.

Вскоре был опубликован список новых для российского Дальнего Востока видов, найденных на территории Сихотэ-Алинского заповедника (Медведева, 1987б). Список насчитывает 100 видов из 7 отделов. Небольшая работа была посвящена находке редкого рода пресноводной красной водоросли *Sirodotia suecica* (Медведева, 1987в).

В работе, посвященной вопросам биологического анализа качества воды основных водоемов Приморского края, приведены некоторые сведения о водоемах Сихотэ-Алинского заповедника (Баринова, Медведева, 1987). Все обследованные водоемы заповедника имели очень хорошее качество воды и использовались в качестве эталонных.

Список водорослей р. Серебрянки и ее притоков (Медведева, 1990) содержал сведения о 140 (163) видах из 7 отделов, кроме диатомовых.

Затем были опубликованы данные по альгофлоре солоноватоводного оз. Благодатного (Медведева, 1992а). В озере было обнаружено 143 вида водорослей (с разновидностями и формами — 177), принадлежащих 6 отделам. Из массовых видов приведены *Anabaena inaequalis* (Kütz.) Born et Flah., *Calothrix parietina* (Näg.) Thur., *Pilayella litoralis* (L.) Kjellm., *Desmarestia viridis* (Müll.) Lam., *Melosira moniliformis* (O. Müll.) Ag., *M. juergensii* Ag., *Tabularia fasciculata* (Ag.) Williams et Round, другие мезогалобные и галофильные виды. Отмечено, что в силу исключительных природных условий состав водорослей оз. Благодатного является значительно обособленным и специфичным, основу его составляют бентосные мезогалобные и галофильные космополиты.

Часть наиболее интересных материалов по альгофлоре заповедника вошла в работу, посвященную новым для российского Дальнего Востока синезеленым водорослям (Медведева, 1992б).

Обширный список диатомей р. Серебрянки и ее притоков (Медведева, 1994) содержал 232 вида (включая разновидности и формы — 317 таксонов) из 43 родов. Комплексы видов, доминирующих в верхнем и среднем течениях реки, а также в многочисленных ее притоках, составляют *Hannaea arcus, Diatoma hiemalis* (Roth) Heib., *D. mesodon, Meridion circulare, Cymbella minuta, Cocconeis placentula* var. *euglypta* (Ehr.) Cl., *Synedra ulna, S. inaequalis* H. Kob., *Achnanthes minutissima, Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt, *Gomphonema olivaceum* (Hornemann) Bréb., *G. angustatum* (Kütz.) Rabh. и др. В нижнем течении реки наблюдается большое количество разнообразных диатомей. В массе вегетировали *Melosira varians, Epithemia adnata* (Kütz.) Bréb., *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll., *Cymbella cistula* (Ehr.) Kirchn. В устье реки попадание соленых вод Японского моря приводит к резкому изменению состава доминирующих видов, на первый план выходят *Melosira moniliformis, Tabularia fasciculata, Rhoicosphenia abbreviata* (Ag.) Lange-Bertalot.

Дальневосточный морской заповедник. Совсем недавно появились первые сведения о пресноводных водорослях Дальневосточного морского заповедника (Кухаренко, 1997). Альгофлора озера на о-ве Большой Пелис насчитывает 537 видов из 8 отделов: *Chlorophyta* — 258, *Bacillariophyta* — 115, *Cyanophyta* — 86, *Xanthophyta* — 31, *Euglenophyta* — 24, *Chrysophyta* — 19, *Cryptophyta* — 2, *Dinophyta* — 2.

Таким образом, основные черты альгофлор заповедников Приморского края выявлены благодаря усилиям ряда вышеперечисленных авторов. Список, составленный по опубликованным данным, составляет 1163 вида (включая внутривидовые таксоны — 1481) (см. таблицу). К сожалению, при работе над списком невозможно

Распределение водорослей приморских заповедников по отделам

Отдел	Заповедники					
	«Кедровая падь»	Уссурийский	Ханкайский	Лазовский	Сихотэ-Алинский	Дальневосточный морской
Cyanophyta	27 (29)	34 (37)	28 (33)	51 (58)	77 (91)	86
Euglenophyta	1	3	3	53 (55)	18 (21)	24
Dinophyta	1	—	1	10	1	2
Cryptophyta	—	—	—	3	—	2
Chrysophyta	1	4	3	12 (14)	6	19
Bacillariophyta	121 (149)	198 (261)	129 (159)	170 (198)	326 (452)	115
Xanthophyta	5	20	2	19	16	31
Rhodophyta	3	2	—	—	3	—
Phaeophyta	—	—	—	—	2	—
Chlorophyta	64 (73)	77 (82)	34	287 (330)	221 (255)	258
Charophyta	—	—	2	—	—	—
Всего	223 (262)	338 (409)	202 (237)	605 (687)	670 (847)	537

было использовать данные по Ханкайскому (Щур и др., 1995) и Дальневосточному морскому (Кухаренко, 1997) заповедникам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева В. М., Чаплыгина О. Я. Почвенные хлорококковые и хлоросарциновые водоросли Лазовского заповедника (Приморский край) // Новости сист. низш. раст. Л., 1989. Т. 26. С. 7—17.

Баринова С. С., Медведева Л. А. Биологический анализ качества воды основных водоемов Приморского края // Донные беспозвоночные рек Дальнего Востока и Восточной Сибири. Вопросы продуктивности и биоиндикации загрязнений. Владивосток, 1987. С. 57—63.

Догадина Т. В., Кухаренко Л. А. Водоросли // Флора, мико- и лихенобиота Лазовского заповедника (Приморский край). Владивосток, 1990. С. 10—34.

Жузе А. П. К истории диатомовой флоры озера Ханка // Матер. по геоморфологии и палеогеографии СССР: Тр. Ин-та географии. М., 1952. Вып. 51 (6). С. 226—252.

Жузе А. П. Ископаемая и современная флора диатомовых оз. Ханка // Матер. по физической географии юга Дальнего Востока. М., 1953. С. 153—171.

Журкина В. В. Водоросли озера Ханка // Тез. докл. на сес. совета ДВФ СО АН СССР по итогам науч. исслед. за 1957 г. Владивосток, 1958. С. 56—57.

Журкина В. В. О фитопланктоне озера Ханка // Сообщ. ДВФ СО АН СССР. Владивосток, 1959. Вып. 11. С. 85—90.

Журкина В. В. Озеро Лебехе и его фитопланктон // Сообщ. ДВФ СО АН СССР. Владивосток, 1960. Вып. 12. С. 103—105.

Журкина В. В., Кухаренко Л. А. Пресноводные диатомовые водоросли Хасанского района Приморского края // Споровые растения советского Дальнего Востока. Владивосток, 1974. Т. 22 (125). С. 17—28.

Костиков И. Ю. Почвенные водоросли Лазовского заповедника (Дальний Восток, Россия) // Альгология. 1993. Т. 3. № 1. С. 62—66.

Костиков И. Ю. Альгогруппировки некоторых почв Уссурийского заповедника (Приморский край, Россия) // Альгология. 1994. Т. 4. № 4. С. 40—44.

Костиков И. Ю. Новые виды *Xanthophyta* из почв Лазовского заповедника (Россия) // Альгология. 1995. Т. 5. № 2. С. 197—203.

Кухаренко Л. А. К альгофлоре заповедника «Кедровая падь» // Сообщ. ДВФ СО АН СССР. Владивосток, 1964. Вып. 23. С. 47—49.

Кухаренко Л. А. Материалы к флоре десмидиевых водорослей Приморского края // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1970. Вып. 4.1 (3). С. 107—116.

Кухаренко Л. А. Водоросли заповедника «Кедровая падь» // Флора и растительность заповедника «Кедровая падь». Владивосток, 1972. С. 99—104.

Кухаренко Л. А. Водоросли пресных водоемов Приморского края. Владивосток, 1989. 152 с.

Кухаренко Л. А. Гидроботанические исследования озера на острове Большой Пелис (залив Петра Великого) // Тез. докл. на III Дальневосточ. конф. по заповедному делу. Владивосток, 1997. С. 64.

Кухаренко Л. А., Медведева Л. А. Водоросли // Флора и растительность Уссурийского заповедника. М., 1978. С. 18—35.

Кухаренко Л. А., Медведева Л. А. Эколого-систематический анализ флоры диатомовых водорослей Уссурийского заповедника // Систематика и география споровых растений Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 3—9.

Медведева Л. А. Материалы к флоре пресноводных водорослей Сихотэ-Алинского государственного заповедника // Систематика, экология и география споровых растений Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 10—20.

Медведева Л. А. Пресноводные водоросли // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. М., 1982. С. 28—29.

Медведева Л. А. Водоросли Солонцовских (Шандуйских) озер Сихотэ-Алинского государственного биосферного заповедника // Тез. докл. на Всесоюз. конф. молодых ученых «Охрана живой природы». М., 1983. С. 141—143.

Медведева Л. А. Материалы к альгофлоре р. Пещерная и некоторых ее притоков (Сихотэ-Алинский заповедник) // Систематико-флористические исследования споровых растений Дальнего Востока. Владивосток, 1984. С. 76—82.

Медведева Л. А. Альгофлора бассейна реки Серебрянки (Приморский край) // Бот. журн. 1986а. Т. 71. № 5. С. 634—637.

Медведева Л. А. Альгофлора озера Голубичного (Сихотэ-Алинский заповедник) // Флора и систематика споровых растений Дальнего Востока. Владивосток, 1986б. С. 22—35.

Медведева Л. А. Альгофлора Солонцовских озер Сихотэ-Алинского заповедника // Сихотэ-Алинский биосферный район: фоновое состояние природных компонентов. Владивосток, 1987а. С. 49—70.

Медведева Л. А. Новые виды водорослей для Дальнего Востока // Новости сист. низш. раст. Л., 1987б. Т. 24. С. 55—58.

Медведева Л. А. О находке *Sirodotia suecica* Kylin в Сихотэ-Алинском заповеднике // Там же. 1987в. С. 58—60.

Медведева Л. А. Материалы к альгофлоре реки Серебрянки и некоторых ее притоков (Сихотэ-Алинский заповедник) // Криптогамические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1990. С. 23—28.

Медведева Л. А. Водоросли озера Благодатное (Сихотэ-Алинский заповедник, Россия) // Альгология. 1992а. Т. 2. № 3. С. 61—67.

Медведева Л. А. О новых для Дальнего Востока России видах *Cyanophyta* // Альгология. 1992б. Т. 2. № 4. С. 56—63.

Медведева Л. А. Диатомовые водоросли бассейна реки Серебрянки (Сихотэ-Алинский заповедник) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 3. С. 46—56.

Медведева Л. А. Некоторые структурные и функциональные показатели водорослей эпилитона малой лососевой реки Дальнего Востока // Тез. докл. на VII съезде Гидробиологического о-ва РАН. Казань, 1996. Т. 2. С. 143—146.

Медведева Л. А., Сиротский С. Е. Определение первичной продукции перифитона р. Кедровая (Приморье) на основе кратких экспозиций проб // Тез. докл. на Междунар. конф. «Эколого-физиологические исследования водорослей». Борок, 1996. С. 66—68.

Никольская В. В. Некоторые данные по палеогеографии озера Ханка // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1952. Т. 1. № 6. С. 215—225.

Никулина Т. В. Предварительные данные к изучению водорослей р. Комаровка (Южное Приморье) // Донные беспозвоночные рек Дальнего Востока и Восточной Сибири. Вопросы продуктивности и биоиндикации загрязнений. Владивосток, 1987. С. 55—56.

Никулина Т. В. Водоросли перифитона и определение качества воды в р. Комаровка // Тез. докл. на Междунар. конф. «Северная Пацифика: гидрометеорология, охрана окружающей среды, география». Владивосток, 1994. С. 58—59.

Никулина Т. В., Гамбарян С. К., Вшивкова Т. С. Пресноводная флора (видовой состав водорослей и водно-прибрежных мохообразных и их эколого-географическая характеристика) // Гидробиологические исследования в Уссурийском заповеднике им. акад. В. Л. Комарова. Владивосток, 1996. Ч. II. С. 1—56.

Сиротский С. Е., Медведева Л. А. Пигментные характеристики водорослей перифитона водотоков Дальнего Востока // Биогеохимические и экологические исследования природных и техногенных экосистем Дальнего Востока. Владивосток, 1996. С. 86—96.

Скворцов Б. В. Диатомовые водоросли оз. Ханка // Матер. по изучению водорослей Приморской области: Зап. Южно-Уссур. отд-ния Гос. рус. геогр. о-ва. Владивосток, 1929. Вып. 3. С. 1—66.

Хахина А. Г. Материалы к изучению альгологических обрастаний верховьев р. Супутинки и ее притоков // Тр. Горнотаеж. станции ДВФ СО АН СССР. Владивосток, 1936. Т. 1. С. 109—131.

Хахина А. Г. Горизонтальный фитопланктон Астраханского залива оз. Ханка // Вестн. ДВФ СО АН СССР. Владивосток, 1937. № 24. С. 41—51.

Щур Л. А., Апонасенко А. Д., Лопатин В. Н., Филимонов В. С. К характеристике фитопланктона бассейна озера Ханка (Приморский край, Россия) // Альгология. 1995. Т. 5. № 2. С. 166—173.

Medvedeva L. A. Sessile algae of the Kedrovaya stream and its tributaries (Primorye, Far East) // Report of the studies on the structure and function of river ecosystems of the Far East. Tokyo, 1995. N 3. P. 13—19.

Tominaga H., Medvedeva L. A., Sirotsky S. E. Primary production of organic water by sessile algae in Kedrovaya stream, Primorye, the Far East of Russia // Report of the studies on the structure and function of river ecosystems of the Far East. Tokyo, 1993. N 2. P. 71—72.

Биолого-почвенный
институт ДВО РАН
Владивосток,
E-mail zoology@ibss.marine.su

Получено 12 XI 1997

SUMMARY

The historical review of the study in fresh water algae in the reserves of Prymorye region («Kedrovaya pad», Ussuri Nature reserve, Khankaisky, Lazovsky, Sikhote-Alin biosphaeric, Far-Eastern Marine reserves) is presented.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 502.7(470.45)

О КРАСНЫХ КНИГАХ САРАТОВСКОЙ И ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТЕЙ И РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН[1]

S. V. SAKSONOV. ON THE RED DATA BOOKS OF SARATOV AND VOLGOGRAD REGIONS AND TATARSTAN REPUBLIC

В современном природоохранном законодательстве за субъектами Российской Федерации предусмотрено право ведения региональных Красных книг. В статье 65 Федерального закона «Об охране окружающей природной среды» записано, что для охраны редких и находящихся под угрозой исчезновения растений и животных учреждаются Красная книга Российской Федерации, Красные книги республик в составе Российской Федерации (Охрана..., 1993). Как справедливо отмечает А. К. Скворцов (1988), Красная книга своим государственным авторитетом может и должна помогать всему делу охраны растительного мира, быть своего рода затравкой, организующим стержнем в этом деле. Поэтому выход в свет подобных справочников всегда явление отрадное, достойное самого пристального внимания. Недавно ботаническая общественность смогла познакомиться с тремя региональными Красными книгами, обзор которых приводится в настоящей статье.

Красная книга Саратовской области. Выход в свет Красной книги Саратовской обл. (ККСО) — явление отрадное и заметное. Немногие субъекты Российской Федерации имеют подобные официальные справочники о состоянии редких и находящихся под угрозой исчезновения видов фауны и флоры. Отсутствуют такого рода сводки для северных соседей саратовчан — Самарской, Пензенской и Ульяновской областей.

В настоящей рецензии мы рассмотрим только первый раздел (Растения, грибы, лишайники, с. 10—165). Он включает в себя введение (с. 10—13), написанное научным редактором издания В. Г. Мичуриным; перечень авторов-составителей и приложение № 1 к постановлению администрации области от 22.04.1996 № 232 — список видов растений, грибов, лишайников, занесенных в ККСО (с. 14—16); 4 основные главы с видовыми очерками: «Грибы» (с. 17—19), «Лишайники» (с. 19), «Растения природной флоры» (с. 20—120), «Растения-интродуценты» (с. 121—153); список литературы (с. 154—157) к разделу (173 наименования); латинский (с. 158—160) и русский (с. 161—163) указатели названий растений, грибов и лишайников.

Из краткого введения читатель узнает об общих проблемах охраны растительного мира Саратовской обл., ее физико-географических и климатических характеристиках, истории изучения флоры и растительности. Здесь же сообщается, что 42 вида сосудистых растений и 3 вида грибов, произрастающих в Саратовской обл., включены в «Красную книгу РСФСР» (1988) (КК РСФСР). Однако из этого числа лишь 32 вида вошли в ККСО, а остальные, не обнаруженные в последние годы в Саратовской обл., проигнорированы. Это водяной орех плавающий, живокость пунцовая, копеечник меловой, майкараган волжский, наголоватка меловая, неоттиане клубочковая, смолевка меловая, тимьян клоповый, ятрышники обожженный и шлемовидный. Здесь же приведен перечень ряда растений природной флоры, «очевидно, исчезнувших», среди них астрагал лисий, багульник болотный, мирт болотный, венечник ветвистый, гадючий лук кистистый, герань мелкая, гиацинтник беловатый, жабрица изящная, козлобородник меловой, клюква, кубышка малая, лилия опушенная, лилия саранка, подбел белолистник, черника. Далее помещен список из почти 100 (для грушанок указан только род) очень редких растений, подверженных угрозе исчезновения на территории области. К сожалению, эта часть текста не содержит латинских названий таксонов. Казалось бы, что все перечисленные ботанические редкости должны войти в состав ККСО, но это не так. Помимо указанных видов из КК РСФСР не включены в официальный перечень и 13 видов, признанных саратовскими ботаниками «очень редкими», а именно адонис летний, астрагалы волжский и пушистоцветковый, василек Биберштейна, вахта трехлистная, вечерница печальная, герань Роберта, касатик песчаный, лук Пачосского, рябчик малый, ситник искривленный, частуха ланцетная, шалфей эфиопский.

---

[1] Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные / Комитет охраны окружающей среды и природных ресурсов Саратовской обл. Саратов: Рег. Приволж. изд-во «Детская книга», 1996. 246 с. Тир. 5000.

Красная книга: Редкие и охраняемые растения и животные Волгоградской области / Сост. В. А. Брылев. Волгоград: Изд-во отд. Волгоградинформпечати, 1992. 144 с. с илл.

Красная книга Республики Татарстан. Животные. Растения. Грибы. Казань: Изд-во «Природа» (издатель ТОО «Стар»), 1995. 452 с. с илл. и карт. Тир. 15 000 экз.

Такой подход в выборе объектов, включаемых в ККСО, нам представляется неудачным. Видимо, у редакционной коллегии не было четких критериев отбора растений для внесения в официальный перечень.

Досадно, что не для каждого вида, включенного в официальный перечень, составлены повидовые очерки, тем более когда речь идет о близких таксонах, различить которые могут только специалисты. Так, для ряда видов (*Senecio tataricus, S. fluviatilis, Myosotis sylvatica, Cephalaria litvinovii, Thymus pallasianus, T. dubjanskyi, T. marschallianus, Fritillaria meleagroides, Goniolimon tataricum, Nuphar pumila, Nymphaea alba*) отдельных очерков нет, а сведения о них помещены внутри того или иного очерка, посвященного близкому виду.

Вызывает недоумение, когда редактор книги говорит о «некоторой положительной динамике» и в подтверждение тому приводит ряд флористических находок последних лет. Однако многие новые виды не фигурируют ни в официальном перечне, ни в дополняющих его сведениях, изложенных во введении. Думается, что это свидетельствует не о флородинамических процессах, а лишь о неравномерной изученности флоры области.

Несколько поверхностной и непродуманной является оценка состояния популяций «краснокнижных» видов природной флоры. Редактором предложены следующие категории оценок статуса: «вид, исчезающий с территории области; очень редкий вид; вид с сокращающейся численностью; вид, произрастающий на ограниченных местообитаниях; вид, подвергающийся сильному антропогенному воздействию» (с. 13), при этом авторы повидовых очерков зачастую дают собственные оценки. Например, часто фигурирует оценка «редкий в Саратовской области вид» (с. 25, 26, 27 и т. д.), «уязвимый в Саратовской области вид» (с. 33, 48), «редкий в Саратовской области вид, приуроченный к специфическим местообитаниям» (с. 39), «вид, подвергающийся опасности исчезновения в Саратовской области» (с. 50). Все это затрудняет сравнение материала.

Наблюдается некоторый субъективизм в оценке статуса редкости. Это можно проиллюстрировать некоторыми примерами. В Саратовской обл. обнаружено единственное место произрастания *Juniperus sabina*, однако его статус оценивается как «редкий вид» (с. 30); такой же статус придан виду *Campanula latifolia*, встречающемуся в 6 районах Саратовской обл. (с. 52).

Во введении указано, что для охраны растений в Саратовской обл. сформирована «система» из 138 памятников природы, 109 из которых предназначены непосредственно для охраны флоры. Важную роль в этом деле призваны сыграть Хвалынский национальный природный парк, а также планируемые к организации заповедники (Заволжский степной и Дьяковский) и ландшафтные заказники республиканского значения.

Всего в первый раздел рецензируемой книги включены сведения о 195 видах сосудистых растений, 4 — грибов, 1 — лишайнике и 61 виде-интродуценте, из которых 11 видов включены в КК РСФСР.

В специальном разделе ККСО помещены повидовые очерки об охраняемых объектах. Порядок расположения таксонов ранга царств, отделов и классов принят с учетом их эволюционной подвинутости, а семейств и родов — в порядке латинского алфавита. Названия растений приводятся по «Красной книге РСФСР» (1988) или по работе С. К. Черепанова (1995). В очерке приводится информация о статусе вида, дается краткое морфологическое описание, сведения о распространении и местообитании, определяется значение вида, предлагаются меры охраны. В конце очерка указаны источники информации (ссылки на литературные и рукописные работы и на гербарии) и автор-составитель.

Подобная структура повидовых очерков стандартна и во многом повторяет изданные Красные книги. Но нам более импонируют очерки, подготовленные для КК РСФСР (1988), «Красной книги Краснодарского края» (1994), «Красной книги Республики Татарстан» (1995).

Наполнение содержанием повидовых очерков в рецензируемой работе вызывает некоторые замечания. О статусе вида мы уже говорили, однако дополнительно заметим, что все же желательно для видов, включенных в КК РСФСР, давать статус, характеризующий его в пределах Саратовской обл. В разделе «Описание» иногда указываются морфологически близкие виды. Такой подход нам видится целесообразным, однако он реализован весьма произвольно. Для *Centaurea marschalliana, Jurinea polyclonos* (с. 39, 42) и немногих других даются отличительные признаки от «двойников», однако для большинства видов, как например *Salvia glutinosa, Linum ucrainicum, Festuca tenuifolia, Koeleria sclerophylla* (с. 77, 83, 94, 96), они не упоминаются.

Весьма произвольно и неравномерно наполнен содержанием раздел «Значение». В нем сообщаются преимущественно сведения ботанико-географического, эволюционного, фитоценотического и утилитарного содержания. В то же время для многих видов не приводятся сведения об их реликтовости и эндемичности, хотя такие виды в первую очередь вносятся в Красные книги. Например, не указан реликтовый статус для *Gymnocarpium dryopteris, Juniperus sabina, Bupleurum longifolium, Ceratophyllum tanaiticum* (с. 26, 30, 32, 57), а эндемичный для *Crambe litvinovii, Dianthus volgicus, Cephalaria litvinovii, Linum ucrainicum* (с. 49, 56, 61, 83) и др.

Отметим еще ряд недостатков, которые портят впечатление от книги. Неудачно выбраны названия глав флористической части книги: одни из них носят таксономический смысл, другие — произвольный. Например, третья глава называется «Растения природной флоры». Более логично было бы расположить материал по таксономическим группам. На с. 25 приводится русское название отдела «Папоротниковидные», а его латинское название *«Polypodiopsida»* соответствует рангу класса (следовало бы писать *Polypodiophyta*). Неудачно в названии очерка о кермеке Гмелина опубликована новая номенклатурная комбинация (с. 82). Неудачно приведен таксономический статус *Primula veris*, хотя в тексте оговорено, что в Саратовской обл. этот вид представлен подвидом subsp. *macrocalyx* (Bunge) O. Schwarz. (с. 103). В видовом очерке приводится название *Tulipa gesneriana* (с. 81), а в «Перечне» (с. 16) — его синоним *T. schrenkii*. Очень бы хотелось в первом издании ККСО видеть опубликованным положение о региональной Красной книге, четкие принципы и критерии отбора растений и животных для включения в списки охраняемых видов.

Раздел «Растения-интродуценты» является оригинальным и, как правило, в подобные книги не включается. Помещение подобных перечней интродуцированных видов в Красные книги может иметь место, но отбор в них должен быть очень тщательным. На наш взгляд, целесообразно включать в региональные Красные книги только те интродуценты, которые на родине требуют охраны и включены в подобные перечни.

И все же нельзя не сказать слов благодарности в адрес группы саратовских ботаников (С. В. Арестова, М. А. Березуцкий, М. В. Буланная, Ю. И. Буланный, А. П. Забалуев, Л. Н. Иванова, В. А. Лебедев, В. В. Маевский, И. Б. Миловидова, В. Г. Мичурин, О. Н. Комирная, О. В. Костецкий, Т. Б. Протоклитова, Т. Б. Решетникова, В. И. Стуков, А. О. Тарасов, Л. П. Худякова, Л. А. Черепанова), которые взяли на себя труд по созданию ККСО. Все высказанные замечания могут быть устранены при последующей подготовке очередного издания.

Красная книга Волгоградской области. Эта книга (ККВО) подготовлена авторским коллективом волгоградских ученых (В. А. Брылев, Д. Ф. Баштаник, Н. Г. Володина, М. В. Епихин, Г. Ю. Клинкова, А. И. Кувалдин, Ю. П. Мухин, Л. М. Пашкин, А. А. Сагалаев, В. Ф. Чернобай) и состоит из предисловия, 9 разделов, словаря терминов и двух приложений — легенд к картам. Из предисловия (с. 3—4) читатель узнает о подходах авторов книги к отбору охраняемых растений и животных Волгоградской обл. Вкратце они следующие: а) личностная оценка редкости вида, основанная на многолетних наблюдениях в природе; б) анализ материалов, хранящихся в гербариях Волгограда и Москвы; в) рекомендации «Красной книги СССР» (1984).

Критериями включения в красный список Волгоградской обл. послужили тенденции сокращения численности вида, деградация (изменение или исчезновение) основных местообитаний, особенности и характер биологии видов, эндемизм, наличие классических мест первоописания.

С изложенными доводами трудно не согласиться. Однако удивляет аргументация невключения в список видов из Красных книг более высокого ранга: «Красной книги СССР» (1984) и КК РСФСР (1988), поскольку «... в области [Волгоградской] эти виды имеют полноценные популяции, ареал их почти не изменяется, а антропогенные факторы даже способствуют их дальнейшему расселению, исключая крайние формы воздействия» (с. 4).

В качестве примера приводятся сальвиния плавающая, солодка голая, иссоп меловой (здесь и далее приводятся только русские названия, так как авторы ККВО латинских названий не употребляли вообще). Из этого списка только иссоп меловой включен в «Красную книгу СССР» (КК СССР) и КК РСФСР. Статус этого вида в федеральных Красных книгах оценен как «редкий», к тому же он является эндемиком юга европейской части России. Мы не одобряем такую позицию, региональные Красные книги должны обязательно содержать сведения о видах, признанных редкими для более обширных территорий, тем более занесенных в федеральный список.

Не вдаваясь в детали всех глав книги, остановимся лишь на двух, ботанических: «Охраняемые растения степей» (с. 22—71), написанную Н. Г. Володиной, А. И. Кувалдиной и В. А. Сагалаевым, и «Редкие растения водоемов, нуждающиеся в охране» (с. 72—84), написанную Г. Ю. Клинковой. Сразу оговорим, что такое подразделение крайне неудачно. Тем более вызывает недоразумение, когда в разделе охраняемых растений степи мы находим очерки о типично водных растениях, как например белокрыльник болотный, кувшинка чисто-белая, или лесных — грушанка круглолистная, ветреница лютичная, хохлатка Галлера и др.

Несмотря на утверждение авторов, что «список охраняемых растений Волгоградской области включает 130 видов» (с. 24), получить истинное число описанных в рецензируемой работе видов не представляется возможным. Первый обозначенный раздел содержит сведения о 104 видах, нуждающихся в охране (набран обычным шрифтом) и дополнительно о 36 видах (набранных мелким шрифтом в примечаниях). Второй раздел содержит сведения о 26 видах, причем повторяются некоторые растения из первого раздела, например вахта трехлистная (с. 38 и 83), белокрыльник болотный (с. 53 и 84), сабельник болотный (с. 61 и 83), водяной орех плавающий (с. 66 и 74), марсилия щетинистая (с. 29 и 81) и т. д. Таким образом, произведя хитрые подсчеты, мы обнаружили, что в книге описывается около 159 видов.

Невозможно из ККВО получить сведения и о видах, включенных в КК СССР и КК РСФСР. В приведенном авторами списке на с. 23 значится 18 видов растений (в книге указана цифра 19), включенных в КК СССР. Однако в тексте сообщаются сведения только о 13 из них: василек Талиева (с. 70), водяной орех плавающий (с. 67), дрок донской (с. 61), клоповник Мейра (с. 41), лук регелевский (с. 50), майкараган волжский (с. 61), наголоватка меловая (с. 69), норичник меловой (с. 55), пупавка Корнух-Троцкого (с. 69), смолевка меловая (с. 63), шиверекия подольская (с. 41), цингерия Биберштейна (с. 31), ятрышник шлемоносный (с. 34). Остальные 5 видов (иссоп меловой, келерия жестколистная, лук дернистый, прострел луговой и серпуха донская) остаются «голым списком».

Никак не оговорены в тексте видовых очерков ККВО растения, включенные в КК РСФСР, хотя во введении сказано, что «из флоры Волгоградской области включено [в КК РСФСР] 43 вида: цветковых — 41, папоротников — 22» (с. 23). Придавая важное значение наличию в регионах растений, включенных в национальную Красную книгу, приводим перечень 22 видов, произрастающих в Волгоградской обл. (исключая виды, вошедшие в КК СССР и перечисленные выше): безвременник прекрасный (с. 43), бельвалия сарматская (с. 44), живокость пунцовая (с. 57), ирис низкий (с. 53), ковыли Залесского — красивейший, опушеннолистный и перистый (с. 30), копеечники — крупноцветковый, украинский и меловой (с. 63), левкой пахучий (с. 42), марсилии — щетинистая и египетская (с. 29), пион тонколистный (с. 56), полынь — беловойлочная (с. 68) и солянковидная (с. 69), роголистник донской (с. 77), рябчик русский (с. 47), тюльпан Шренка (с. 45), ятрышники — болотный (с. 34) и клопоносный (с. 35). Таким образом, 40 видов (а не 43) флоры Волгоградской обл. представлены в КК СССР и КК РСФСР.

Вызывает нарекание содержание видовых очерков ботанического раздела книги. Описываемые виды распределены по семействам, а последние — по неизвестной системе (возможно, филогенетической), по крайней мере авторы об этом не обмолвились. Каждый очерк начинается с русского названия растения, выделенного крупным цветным шрифтом. Далее курсивом в усеченном абзаце сообщаются сведения по этимологии латинского названия (которое не приводится на протяжении всего источника!). Ниже помещены полные абзацы, в которых кратко излагаются внешнее описание вида, характеристика мест нахождения на территории области, намеченные природоохранные мероприятия и другие сведения разного характера. Иногда в конце очерка даются примечания о близких видах. Загрузка информацией очерков крайне непоследовательная и неравномерная. Создается впечатление, что преследовалась единственная цель — чем-либо заполнить место. Это сильно снижает впечатление от работы.

Непонятно предназначение раздела «Редкие растения водоемов, нуждающиеся в охране». Информация, изложенная здесь, еще более сумбурная, носит не справочный, даже не научно-популярный, а беллетристический характер.

Текст пестрит неточностями в названиях растений, например купавка (с. 23) вместо пупавка; в одном случае марсилия (с. 28), в другом — марсилея; лук Регеля (с. 23) — лук регелевский (с. 50); ятрышник шлемоносный (с. 34) — ятрышник шлемовидный (цветная вклейка); белокрыльник болотный (с. 52) — калла болотная (с. 84).

Поражает небрежность в оформлении цветной вклейки с изображениями растений. Во-первых, рисунки не пронумерованы, в тексте на них нет ссылок. Во-вторых, вызывают недоумение подписи к рисункам. На одной странице помещены два вида — ятрышник шлемоносный и любка двулистная, а подпись одна — «Ятрышник шлемовидный». Следующий рисунок загадочен, он подписан «Купена лекарственная (многоцветковая)», хотя изображен один вид — купена лекарственная. Любопытна подпись к рисунку «Гладиолус шпажник черепитчатый», две таблицы обозначены кратко

«Копеечник» и «Дрок». Здесь же помещено два рисунка видов («Солодка голая» и «Иссоп меловой»), не описанных в книге.

В настоящей рецензии я коснулся только части замечаний, хотя список можно продолжать. Например, абсолютно нечитаема легенда к карте «Редкие растения, включенные в Красную книгу СССР» (с. 142). Сама карта помещена на форзаце книги. Непонятен статус ККВО: то ли это официальный справочник охраняемых видов в области, то ли популярное издание. Вводит в заблуждение и количество страниц в издании. В титуле указано 148, а фактически их 144.

Красная книга Республики Татарстан. Выход в свет Красной книги Республики Татарстан (ККРТ) явление заметное. Она, как отмечают авторы предисловия (В. А. Бойко, В. И. Гаранин и Е. Л. Любарский), является «справочником кратких сведений о видах растений и животных, подлежащих на территории республики особой охране, важным элементом биологического мониторинга растительного и животного мира, а также официальным правовым документом, положения которого обязательны для выполнения всеми юридическими и физическими лицами» (с. 7). Рецензируемая ККРТ была подготовлена группой ведущих специалистов Татарии, созданной национальными Академией наук и Министерством охраны окружающей среды и природных ресурсов на основании постановления Кабинета министров Республики Татарстан от 25 октября 1993 г. № 615. Авторы, реализуя сформулированное ими положение о том, что «особенностью региональных Красных книг можно считать включение в число охраняемых большего числа видов и подвидов, более детальное описание их распространения, численности, особенностей экологии, принятых и рекомендуемых мер охраны» (с. 6), создали впечатляющий труд. В ботаническую часть ККРТ включено 493 таксона. Однако видовые очерки приведены лишь для 272, это объясняется крайней скудностью информации по остальным 221 таксонам.

Заслуживает внимания подход авторов книги к квалификации статуса ботанического вида, включенного в ККРТ. Он определяется сочетанием категорий редкости (по известной 5-балльной шкале МСОП) и критериями уязвимости (1 — вид исчезающий, 2 — вид уязвимый). Таких категорий выявлено семь: 0 — вид, по-видимому, исчез; 1(1) — очень редкий, исчезающий; 1(2) — очень редкий, уязвимый; 2(1) — редкий, исчезающий; 2(2) — редкий, уязвимый; 3(1) — рассеянно встречающийся, исчезающий; 3(2) — рассеянно встречающийся, уязвимый. Однако этот подход реализован не везде. Для одних таксонов статус приводится по шкале МСОП, для других по оригинальной шкале «сочетаний категорий».

Так как в книге не сообщены сведения о распределении таксонов по статусам, мы произвели небольшие расчеты для группы сосудистых растений. Выяснилось, что статус «по-видимому, исчез» имеют 10 растений местной флоры, а именно: *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Cladium mariscus* (L.) Pohl, *Elatine hydropiper* L., *Iris aphylla* L., *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze, *Corallorhiza trifida* Chatel., *Cypripedium macranthon* Sw., *Viola odorata* L., *Hyperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. и *Isoetes lacustris* L.; «очень редкий, исчезающий» [1(1)] — 32; «очень редкий, уязвимый» [1(2)] — 1; «редкий, исчезающий» [2(1)] — 17; «редкий, уязвимый» [2(2)] — 62; «рассеянно встречающийся, исчезающий» [3(1)] — 2; «рассеянно встречающийся, уязвимый» [3(2)] — 28; «очень редкий» (1) — 56; «редкий» (2) — 1; «не редкий» — 2 вида.

Непоследовательно в ККРТ изложены сведения о включении представителей местной флоры в КК РСФСР. Поэтому трудно составить мнение о сохранности в Татарии видов, нуждающихся в охране на всей территории страны. При беглом просмотре очерков выяснилось, что только для 12 видов указана их принадлежность к КК РСФСР, а именно: *Artemisia salsoloides* Willd (очень редкий), *Astragalus zingeri* Korsh. (очень редкий, исчезающий), *Hedysarum grandiflorum* Pall. (редкий, уязвимый), *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (очень редкий), *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. (редкий, уязвимый), *Cypripedium calceolus* L. (редкий, исчезающий), *C. macranthon* (по-видимому, исчезнувший), *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw. (очень редкий), *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter (очень редкий, исчезающий), *Orchis militaris* L. (очень редкий), *O. ustulata* L. (очень редкий, исчезающий), *Koeleria sclerophylla* P. Smirn. (очень редкий, исчезающий), *Stipa pulcherrima* C. Koch (редкий, уязвимый). Не указана принадлежность к КК РСФСР для 4 видов: *Matthiola fragranus* Bunge (очень редкий вид), *Cladium mariscus* (по-видимому, исчез), *Globularia punctata* Lapeyr. (редкий, уязвимый), *Fritillaria ruthenica* Wikstr. (очень редкий вид).

Отсутствие изложенных выше сведений в предисловии несколько снижает его информационность. Думается, что аналогичные материалы, равно как и информация о численности отдельных групп животных и растений в регионе, должны стать обязательным элементом предисловий (введений) региональных Красных книг.

Видовые очерки в рецензируемой работе расположены в систематическом порядке, а их структура не отличается от таковых, помещенных в КК РСФСР. Описания сопровождаются цветными иллюстрациями, выполненными довольно профессионально, и картами распространения вида по республике.

Не вникая в содержание видовых очерков (хотя и здесь имеются небольшие неточности), отметим, что ККРТ создает в целом приятное впечатление. Написана корректным, лаконичным языком, а информация внушает доверие.

О региональных Красных книгах. Существенным недостатком всех региональных Красных книг является отсутствие единых методологических подходов к их составлению. Наиболее важным и дискуссионным моментом подготовки подобного рода справочников является решение вопроса отбора объектов охраны (видов, подвидов и других таксономических и популяционных единиц). Зачастую авторы книг довольно расплывчато определяют критерии и принципы отбора охраняемых объектов (Красная книга Волгоградской обл., 1992) или, определяя, в тексте их не придерживаются (Красная книга Саратовской обл., 1996). В этом отношении последовательностью и внутренней логикой отличается Красная книга Республики Татарстан (1995).

По числу включаемых видов в охраняемые списки также наблюдается разнобой, и этот подход, по всей вероятности, научно не обосновывается (см. таблицу).

Представленность групп сосудистых растений в региональных Красных книгах

Группа	Число видов		
	Саратовская обл.	Республика Татарстан	Волгоградская обл.
Плауновидные	1	6	2
Хвощевидные		2	—
Папоротниковидные	9	11	9
Голосеменные	2	1	1
Покрытосеменные	188	397	147
В том числе:			
однодольные	39	138	56
двудольные	149	259	91
Всего включено в Красную книгу	200 (11.7 %)	417 (31.7 %)	159 (9.3 %)
Всего во флоре	1700	1317	1700

Примечание. В скобках приведен процент от общего числа видов во флоре региона.

Максимальное число охраняемых видов объявлено в Татарстане (31.7 % от общего числа видов), флора которого значительно беднее по сравнению с флорами Саратовской и Волгоградской областей.

Для преодоления всех этих и других трудностей при подготовке региональных Красных книг необходимо проведение ряда научных конференций и совещаний, а также издание специальных методических пособий по этой актуальной теме.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Красная книга СССР. 2-е изд., перераб. и доп. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Красная книга Краснодарского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Краснодар, 1994. 285 с.

Охрана окружающей природной среды. Постатейный комментарий к закону России. М., 1993. 224 с.

Скворцов А. К. Красная книга СССР и охрана редких видов растений // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 282—288.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

© *С. В. Саксонов*

Жигулевский государственный
заповедник им. И. И. Спрыгина
пос. Бахилова Поляна

Получено 30 III 1998

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 1

The importance of spatial and temporal perspectives for understanding vegetation pattern and process / Ed. by P. A. Harcombe, M. W. Palmer, L. Mucina. Special feature. Journal of vegetation science. 1997. Vol. 8. N 2. P. 162—270 (**Значение пространственного и временнóго взглядов для понимания мозаики и процессов в растительности** / Под ред. П. А. Харкомба, М. В. Палмера, Л. Муцины. Специальный отдел «Журнала науки о растительности». 1997. Т. 8. № 2)

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. (*A REVIEW*). THE IMPORTANCE OF SPACIAL AND TEMPORAL PERSPECTIVES FOR UNDERSTANDING VEGETATION PATTERN AND PROCESS. JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE (SPECIAL FEATURE). 1997

В тематический сборник вошли статьи, отобранные L. Mucina из числа сообщений, зачитанных на Международном симпозиуме IAVS в университете Райс (Хьюстон, Техас, США) 4—10 июня 1995 г.

Сборник посвящен весьма широкой проблеме — очевидно, что вне времени и пространства не существует ни растительных сообществ, ни континуума. Проблема сосуществования видов в сообществе уже давно без особого успеха обсуждается на симпозиумах (Миркин, Наумова, 1997а, б). Очевидный «бег на месте» объясняется разнообразием моделей организации сообществ (Mirkin, 1994) и множеством сложно взаимодействующих факторов, которые определяют их состав и структуру.

В кратком «Введении» редакторы сборника несколько конкретизируют его содержание, подчеркнув, что указанные в заголовке закономерности будут рассмотрены на внутриценотическом уровне.

Всего в сборнике 11 статей.

Первые 3 статьи посвящены возможностям использования имитационных моделей для обобщенной характеристики процессов, протекающих в растительности. Несмотря на сложность использованного математического аппарата, выводы авторов достаточно тривиальны.

В 1-й статье (T. Wiegand, W. R. J. Dean, S. J. Milton. «Моделирование реакции популяций растений на мелкомасштабные нарушения в полупустынных сообществах кустарников») моделируется влияние на состав растительных сообществ двух млекопитающих: трубкозуба Orycteropus afer и гиеновой собаки Otocyon megalotis (причем их роющая деятельность провоцирует участие в биоценотических процессах также москитов и муравьев, заселяющих порои). Авторы рассматривают эти процессы как циклические сукцессии: пионерные кустарники (*Brownanthus cilatus, Ruschia spinosa, Galenia fruticosa*) замещаются кустарниками более развитых микрогруппировок (*Osteospermun sinuatum, Pteronia pallens*). При нормальных нагрузках зоогенные нарушения повышают видовое разнообразие (срабатывает популярный принцип экологии: нестабильность в мелком масштабе ведет к стабильности в крупном масштабе). Однако если интенсивность роющей деятельности животных превышает естественный предел, то биоразнообразие может снижаться. Любопытно, что те же стадии проявляются и в залежной сукцессии.

Во 2-й статье (F. Jeltsch, S. J. Milton, W. R. J. Dean, N. Rooyen. «Моделирование формирования паттерна вокруг искусственных колодцев в полупустынной Калахари») описана модель формирования (в инфраценотическом масштабе) концентрических зон вокруг колодцев-водопоев: зоны оголенной почвы, непоедаемых кустарников, сравнительно сохранившейся саванны. В 3-й статье (E. Winkler, S. Klotz. «Долговременный контроль обилия видов в сухих злаковниках: мелкомасштабная пространственная модель») описана модель влияния факторов поддержания низкого проективного покрытия в сухом злаковнике асс. Thymo-Festucetum близ г. Галле.

E. van der Maarel и M. T. Sykes статьей «Скорость мелкомасштабной динамики видов в альварном известняковом злаковнике» продолжают серию публикаций о «модели карусели», описывающей циклические и во многом стохастические изменения видового состава альварного луга в масштабе «ценомолекул». На этот раз авторы показали, что разные виды сообщества флюктуируют с разной скоростью, которая может быть ниже скорости случайного оборота видов или выше ее. Вновь подтверждена связь пространственной мозаики и поведения видов в «модели карусели».

Изучению динамики сообществ в масштабе «ценомолекул» посвящены еще 2 статьи.

L. Geisselbrecht-Taferner, J. Geisselbrecht, L. Mucina в статье «Мелкомасштабная пространственная мозаика популяций и динамичность зимних однолетних трав в сухом злаковнике» показали, что озимые однолетники — гильдия, которая использует ресурсы во время снижения жизненной активности многолетних видов. За счет семенного размножения они поддерживают высокую стабильность паттернов при низкой межвидовой конкуренции, а если участвуют в «каруселях», то в соответствии со стохастическими законами. Для получения этих выводов была использована ювелирная методика: положение растений в пространстве измерялось с точностью до 1 мм.

T. Herben, F. Krahulec, V. Hadincova, S. Pechachkova, M. Kovarova («Мелкомасштабные пространственно-временнЫе паттерны в горных злаковниках: замещают ли виды друг друга закономерно?») исследовали злаковник в горах Кркноше, который, как и альварные луга у van der Maarel и Sykes, является объектом стационарных наблюдений, ведущихся с 1985 г. на сетке из площадок 3.5 × 3.5 см. Результаты этих исследований также уже опубликованы во многих статьях. В рассматриваемой статье описаны временнáя и пространственная динамики основных видов злаков — *Deschampsia flexuosa, Festuca rubra, Nardus stricta, Anthoxanthum alpinum, Polygonum bistorta*. Эмпирические данные сравнивались с нулевой гипотезой, которая была рассчитана по методу Монте-Карло. 3 первых вида достаточно стабильны в пространстве и во времени и формируют матрицу сообщества; 2 последних — более динамичны, так как размножаются в основном семенами. Анализ межвидовых сопряженностей, для которого была использована не традиционная таблица 2 × 2, а 16-польная решетка (каждый вид был представлен 4 состояниями: увеличивает обилие, стабилен, уменьшает обилие, отсутствует), показал, что все без исключения связи отрицательные. В заключении статьи сформулирована интересная гипотеза о видоспецифичной конкуренции в мелком масштабе и о диффузной конкуренции в масштабе сообщества. Однако фактического материала для подтверждения этой гипотезы у авторов пока нет.

Весьма остроумен эксперимент, который описан в статье L. Eek и K. Zobel «Влияние дополнительного освещения и удобрения на сезонные изменения в мелкомасштабной структуре сообщества злаковника». Авторам удалось компенсировать усиление конкуренции за свет при улучшении минерального питания растений дополнительным подсвечиванием травостоя с помощью зеркал. Для учета обилия видов в сообществе использовали лазерные «иглы». Полученные экспериментальные данные, кроме того, позволили авторам отвергнуть «гипотезу ограничения ниш» и критерий «дефицита дисперсии» (который устанавливается сравнением дисперсий видового богатства на мелких площадках, рассчитанных для теоретического (случайного) и эмпирического рядов). Названная гипотеза, пропагандистом которой является J. B. Wilson, недавно уже была поводом для оживленной научной дискуссии, в которой ни один из ее участников его не поддерживал (Миркин, Наумова, 1996).

Статья M. W. Palmer и T. Maurer «Порождает ли разнообразие разнообразие? Пример изучения культурных растений и сорняков» при интересной постановке вопроса достаточно спорная. По данным учетов за 1 год в чистых посевах 5 видов культурных растений (*Glycine max, Helianthus annuus, Hybiscus esculentus, Phaseolus lunatus, Zea mays*) и в их смешанном посеве, авторы установили, что видовое богатство сорняков в поликультуре выше, чем в монокультурах. Впрочем, превышение видового богатства в поликультуре, несмотря на формально-статистическую достоверность, невелико (в монокультурах — 10—12 видов, в поликультуре — 13). Причины повышения видового богатства в поликультуре авторами не объяснены. Они лишь сделали вывод о том, что агроэкосистемы являются очень удобным объектом для выяснения факторов формирования биоразнообразия. Рецензенты полагают, что у авторов нет оснований говорить о связи разнообразия культурных и сорных видов. Более того, выбранный объект — пропашные культуры — вообще малоудачен для решения такой задачи. В посевах зерновых или любых других культур сплошного сева был бы получен вывод противоположного содержания: в поликультурах в силу их большей ценотической замкнутости видовое богатство сорных растений, не говоря уже об их биомассе, ниже.

В статье N. C. Kenkel, M. L. Hendrie и I. E. Bella «Долговременное изучение динамики популяции *Pinus banksiana*» показано, что при самоизреживании сосны за счет более острой конкуренции происходит выравнивание пространственной структуры популяции.

2 последние статьи — J. Oksanen «Разнообразие соседей у растений» и J. Podani, T. Czaran «Индивидуально-центрированный анализ закартированных точечных паттернов, представляющих многовидовые ансамбли» — являются методическими и посвящены проблеме изучения фитогенных полей. К сожалению, это в высшей степени полезное понятие А. А. Уранова неизвестно авторам.

В целом этот сборник трудно назвать большой удачей журнала и его редакторов. «Бег на месте» по проблеме объяснения природы сосуществования видов в сообществе продолжается. В статьях приводятся лишь интересные фактические материалы, но практически нет новых идей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. О возможности оценки роли фактора ограничения ниш в растительном сообществе (новая дискуссия с Дж. Б. Уильсоном) // Журн. общ. биологии. 1996. Т. 57. № 6. С. 761—766.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Концепция фитоценоза: история дискуссий и современное состояние // Журн. общ. биологии. 1997а. Т. 58. № 2. С. 106—119.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. (Рец.). Сосуществование видов в злаковниках умеренных широт // Журн. общ. биологии. 1997б. Т. 58. № 2. С. 136—138.

Mirkin B. M. Wich plant communities do exist? // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5. N 2. P. 283—284.

© *Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова*

Башкирский государственный университет
Башкирский государственный педагогический институт
Уфа

Получено 20 VIII 1997

ХРОНИКА

УДК 581.5 : 574.3

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ОБЛАСТИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БОТАНИКИ В МАРИЙСКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ УНИВЕРСИТЕТЕ

L. A. ZHUKOVA. AREAS OF SCIENTIFIC INVESTIGATIONS IN THE FIELD OF POPULATION BOTANY AT THE MARI STATE UNIVERSITY

Благодаря работам Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1975), их учеников и последователей в нашей стране создано оригинальное направление — популяционная ботаника (Ценопопуляции..., 1976; Смирнова, 1987; Заугольнова и др., 1988; The population..., 1985). Развитие этой области знаний продолжается в ряде научных коллективов. Одним из них является кафедра ботаники, экологии и физиологии растений Марийского государственного университета (МарГУ) (Йошкар-Ола) — молодой российский центр, работающий последние 8 лет в области популяционной ботаники по следующим направлениям.

1. Изучение онтогенеза растений, в том числе лекарственных и редких видов. Впервые сотрудниками кафедры описан онтогенез более 80 видов цветковых растений, уточнены макроморфологические признаки-маркеры и диагнозы возрастных состояний для ряда ранее изучавшихся видов. Создан уникальный онтогенетический гербарий (более 1600 листов различных онтогенетических состояний 280 видов семенных растений), опубликован первый в мире «онтогенетический атлас лекарственных растений» (1997), в котором приведены диагнозы и рисунки онтогенетических состояний для 33 видов цветковых растений разных биоморф и 1 вида лишайника *Xanthoria parientina* (L.) Th. Tr.

Э. В. Шестакова (Онтогенетический..., 1997), развивая концепцию дискретного описания онтогенеза, выделила на примере тмина обыкновенного *Carum carvi* L. новое скрытогенеративное состояние (g_0) как переходное от виргинильного к молодому генеративному, в котором растения успевают лишь заложить в почках зачатки генеративных органов. Для ряда видов ей удалось установить четкие корреляции между формой или степенью расчлененности развернувшихся листьев и дифференциацией генеративных почек.

Ю. Г. Суетиной проводятся онтогенетические исследования некоторых родов лишайников. Для описания индивидуального развития листовидного лишайника *Xantoria parietina* в качестве основных признаков-маркеров онтогенетических состояний использованы размеры, степень расчлененности таллома, особенности формирования и количество плодовых тел, появление отмерших участков таллома (Онтогенетический..., 1997).

Сотрудники кафедры из группы физиологов растений: Т. К. Пигулевская, О. В. Воскресенская, Н. П. Грошева, И. В. Князева, Е. А. Скочилова — на примере ряда однолетних и многолетних растений изучают на разных этапах онтогенеза интенсивность фотосинтеза, специфику водного режима, динамику окислительно-восстановительных ферментов, содержание пигментов, белков, витаминов, флавоноидов и биологическую продуктивность в онтогенезе (Экология..., 1998). Каждое онтогенетическое состояние характеризуется определенным уровнем активности фотосинтетического аппарата (ФСА) и ферментных систем, содержанием различных фракций воды, белков, вторичных метаболитов, что является важнейшим механизмом адаптаций растений к меняющейся напряженности экологических факторов и внутрипопуляционных взаимоотношений (Жукова и др., 1996а, б).

2. Развитие концепции поливариантности онтогенеза. Ранее нами были выделены 5 типов поливариантности для разных онтогенетических состояний: размерная, морфологическая, размножения, ритмологическая и темпов развития (Жукова, 1986, 1995).

Подробный анализ внутрипопуляционного биоразнообразия в природных и искусственных ценопопуляциях модельных видов доказал существование высокого уровня морфологической изменчивости на разных этапах онтогенеза при воздействии экологических антропогенных факторов. Это дало возможность разработать классификацию морфологической поливариантности для травянистых растений разных биоморф (Жукова, 1995) и представить основные модусы морфологических преобразований на разных этапах онтогенеза для вегетативных и генеративных органов травянистых растений. Н. В. Илюшечиной это было описано для валерианы лекарственной *Valeriana officinalis* L. и синюхи голубой *Polemonium caeruleum* L. (Экология..., 1998).

Наиболее значительные морфологические преобразования приводят к смене типа жизненной формы рассматриваемых видов. Так, С. В. Балахоновым было описано превращение кистекорневого поликарпика подорожника большого *Plantago major* L. в стержнекорневой малолетник; Л. А. Жукова у плотнодерновинного злака лерхенфельдии извилистой *Lerchenfeldia flexuosa* L. и Г. О. Османова у короткокорневищного поликарпика подорожника ланцентного *Plantago lanceolata* L. обнаружили полицентрические системы (Онтогенетический..., 1997).

Наименее изученная динамическая поливариантность онтогенеза выражается в различной скорости индивидуального развития элементов и представлена классами растений нормального, ускоренного и замедленного развития, растениями в состоянии вторичного покоя и реверсиями развития (Жукова, Комаров, 1990; Жукова, 1995).

Анализ многолетних наблюдений за маркированными растениями изучаемых видов (*P. major, P. lanceolata, Valeriana officinalis, Polemonium caeruleum* и др.) в посадках разной плотности и в природных популяциях позволил составить таблицы запретов—разрешений переходов из одного состояния в другие. Разнообразие комбинаций таких разрешений и запретов, а также меняющаяся продолжительность онтогенетических состояний обеспечивают существование неодинаковых путей онтогенеза любого элемента и определяют высокий уровень гетерогенности ценопопуляций.

3. Изучение структуры и динамики природных и искусственных популяций лекарственных растений. За последние 10 лет сотрудники и аспиранты кафедры обследовали более 350 природных ценопопуляций 78 видов цветковых растений и более 80 различных вариантов посадок 20 видов лекарственных растений на агробиостанции МарГУ (Жукова и др., 1996а).

При 1—2-кратном обследовании ценопопуляций учитывались основные популяционные параметры: общая плотность, плотность онтогенетических групп; коэффициент возрастности (Уранов, 1975), индексы восстановления и замещения. При регулярных многоразовых наблюдениях в посадках определялись скорость и специфическая скорость развития (Жукова, 1995).

Таким образом, организация ценопопуляций определяется спецификой биоморфы, типом стратегии, силой воздействия экологических, в том числе антропогенных, факторов и напряженностью внутрипопуляционных взаимоотношений.

Ценопопуляции как системы надорганизменного уровня включают в себя в качестве подсистем онтогенетические, виталитетные, морфобиологические, ритмологические, динамические и другие группы, по-разному реагирующие на антропогенный стресс. Все это отражает разные проявления внутрипопуляционного биоразнообразия. Подобная организация ценопопуляций обеспечивает их широкие адаптационные возможности, устойчивость и динамизм (Ведерникова, Жукова, 1998).

4. Изучение особенностей организации видовых популяций. Неоднородность среды обитания определяет многомерную сложность популяционной структуры любого вида. Одна из наиболее актуальных проблем популяционной биологии — выявление связей генетической структуры популяций с особенностями возрастной и пространственной структуры, характером динамических явлений в популяционном потоке на конкретных территориях (Глотов, Жукова, 1995).

Основной модельный вид *Plantago major* детально изучался в зарубежных лабораториях (Plantago..., 1992), однако комплексные работы, объединяющие генетический и популяционно-онтогенетические подходы, еще не проводились.

В исследованиях, выполняемых под руководством Н. В. Глотова (Балахонов и др., 1998), были выявлены признаки, специфичные для идентификации внутривидовых таксонов *P. major*: *P. major* subsp. *major* и *P. major* subsp. *pleiosperma* Pilger, ранее описанных для Западной и Центральной Европы (Pilger, 1937; Plantago..., 1992), представлены диагнозы онтогенетических состояний каждого из подвидов (Онтогенетический..., 1997).

Физиологическими исследованиями (Пигулевская, 1998) также подтверждено существование внутривидовой дифференциации у *P. major*. Анализ фотосинтетической активности у растений имматурного и молодого генеративного состояний выявил различия подвидов *pleiosperma* и *major*: в процессе индивидуального развития ее уровень резко возрастает у первого подвида и остается достаточно стабильным у второго.

В ходе оценки генетической гетерогенности популяций Н. В. Глотовым и С. В. Балахоновым показана генотипическая обусловленность демографической изменчивости растений subsp. *major* из двух природных популяций: неодинаковые темпы развития растений из разных популяций, неоднотипное реагирование на загущенность посадки, различное соотношение классов развития (Экология..., 1998).

В различных местообитаниях на территории Республики Марий Эл, в центре и на северо-западе европейской части России (Жукова и др., 1996а) описана возрастная структура 68 ценопопуляций *P. major*. Л. А. Жуковой, О. П. Ведерниковой, С. Я. Файзуллиной, Н. В. Глотовым, С. В. Балахоновым, О. Е. Максименко, Н. В. Ившиным, Е. А. Кулаковой (Zhukova et al., 1993) выявлены почти все известные типы ценопопуляций: 1 инвазионная и 67 нормальных ценопопуляций (51 молодая, 7 зрелых, 4 стареющих и 5 старых). Среди нормальных ценопопуляций 29 полночленные, 38 — неполночленные. Регрессивные ценопопуляции не обнаружены. Модальный возрастной спектр *P. major* левостороннего типа с абсолютным максимумом на g_1 и дополнительным — на *j*-состоянии. Наибольшее число вариантов ценопопуляций и максимальный размах колебаний по всем демографическим параметрам зарегистрированы в «смешанных» популяциях с совместным произрастанием подвидов, наименьшее — в «чистых» популяциях subsp. *major*; популяции у subsp. *pleiosperma* занимают промежуточное положение (Экология..., 1998).

Особый раздел статьи — изучение консортов *P. major*, в результате чего было выявлено более 20 видов беспозвоночных, сменяющих друг друга на разных этапах онтогенеза детерминанта консорции (Бекмансуров, 1996).

Полученные обширные материалы и литературные сведения по демографии, биологии, экологии и генетике *P. major* позволили подойти к созданию имитационной компьютерной пространственно-демографической модели популяции кистекорневых трав. Работа проводилась в рамках гранта Госкомвуза РФ при совместной работе сотрудников МарГУ, Пущинского государственного университета (ПГУ) и Санкт-Петербургского государственного университета. Компьютерное моделирование проведено заведующим кафедрой системной экологии ПГУ А. С. Комаровым и сотрудниками лаборатории моделирования фитоценозов Института проблем фотосинтеза (ИПФС) РАН В. С. Губановым и А. М. Цыпляновским; биологическое обоснование модели представили профессоры МарГУ Н. В. Глотов и Л. А. Жукова; аспирантом С. В. Балахоновым создан экспериментальный аналог стартового состояния компьютерной модели популяции *P. major*. Проведена верификация модели по динамическим параметрам экспериментальной популяции *P. major*, подтвердившая в ряде случаев соответствие характера возрастных спектров и их типов в компьютерных и природных популяциях (Глотов и др., 1995).

5. Создание банка геоботанических описаний луговых фитоценозов пойменных лугов Малой Кокшаги, Оки и Северной Двины. Описания составлены сотрудниками кафедры Л. А. Жуковой, Л. И. Шабалиным, С. Я. Файзуллиной, О. П. Ведерниковой, М. В. Бекмансуровым, С. Е. Королевым, Ю. А. Березиной в 1960—1990-х гг. Уже сейчас банк геоботанических описаний включает в себя более 400 единиц хранения (Грохлина и др., 1997). Использование программного комплекса Ecoscale, составленного по экологическим шкалам Л. Г. Раменского и др. (1956) и Д. Н. Цыганова (1976) (разработчики — Л. Б. Заугольнова, Л. Г. Ханина, Т. И. Грохлина, А. С. Комаров), позволило представить экологические характеристики местообитаний ценопопуляций 17 видов растений, построить экологические ряды, а также дополнить шкалы увлажнения, переменности увлажнений, почвенного богатства и пастбищной дигрессии.

6. Создание эколого-популяционно-онтогенетического музея. В настоящее время на кафедре для него подготовлены 28 стендов с гербарными образцами и фотографиями онтогенетических состояний растений разных биоморф, гербарными материалами по морфологической поливариантности развития, плакатами, демонстрирующими возрастную, пространственную структуру ценопопуляций и их динамику. Открытие подобного музея, не имеющего мировых аналогов, несомненно будет не только иметь образовательное и прикладное значение, но и способствовать интенсивному развитию популяционной ботаники.

Отдельные разделы работы удалось осуществить благодаря финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) в 1995—1998 гг., а также Министерства высшего и специального образования (грант Б-43, грант 95-010-0136), грантов по программам «Ноосфера и устойчивое развитие» и «Университеты России». Наконец, кафедра экологии и физиологии растений Марийского университета организовала и провела в 1997 и 1998 гг. два Всероссийских популяционных семинара, поддержанных РФФИ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балахонов С. В., Галеева С. В., Морозова Е. Н., Глотов Н. В. О диагностике подвидов *Plantago major* L. ssp. *major* и ssp. *pleiosperma* // Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола, 1998. С. 179—182.

Бекмансуров М. В. К изучению консорций *Plantago major* L. // Экология. 1996. № 2. С. 153—155.

Ведерникова О. П., Жукова Л. А. Природные популяции лекарственных растений как компоненты биосферы // Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола, 1998. С. 124—129.

Глотов Н. В., Жукова Л. А. Демографо-генетические подходы к изучению популяций растений // Матер. конф. «Экология популяций». М., 1995. С. 203—215.

Глотов Н. В., Жукова Л. А., Комаров А. С., Губанов В. С. Имитационная демографо-генетическая модель природной популяции подорожника большого (*Plantago major* L.) // Там же. 1995. С. 224—231.

Грохлина Т. И., Жукова Л. А., Шабалин Л. И., Березина Ю. А. Применение компьютерной базы геоботанических описаний для оценки экологических условий в поймах Малой Кокшаги и Оки // Состояние малых рек Республики Марий Эл: Межвуз. сб. Йошкар-Ола, 1997. С. 38—41.

Жукова Л. А. Поливариантность онтогенеза луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 104—114.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.

Жукова Л. А., Ведерникова О. П., Файзуллина С. Я. и др. Эколого-демографическая характеристика природных популяций *Plantago major* L. // Экология. 1996а. № 6. С. 445—453.

Жукова Л. А., Воскресенская О. Л., Грошева Н. П. Морфологические и физиолого-биохимические особенности онтогенеза календулы лекарственной (*Calendula officinalis* L.) в посевах разной плотности // Экология. 1996б. № 2. С. 104—110.

Жукова Л. А., Комаров А. С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 4. С. 450—461.

Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 236 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. 239 с.

Пигулевская Т. К. Функциональная активность в онтогенезе подвидов *Plantago major* L. в связи с популяционной плотностью // Тез. докл., представленных X съезду Рус. бот. о-ва. СПб., 1998. С. 189.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Л., 1950. Вып. 6. С. 77—204.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н. и др. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Смирнова О. В. Структура травянистого покрова широколиственных лесов. М., 1987. 206 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.

Цыганов Д. Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М., 1976. 60 с.

Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола, 1998. 190 с.

Pilger R. Plantaginaceae / Das Pflanzenreich. Regni veget. consp. Leipzig, 1937. S. 39—56.

Plantago: a multidisciplinary study. Berlin, 1992. 362 p.

The population structure of vegetation / Ed. by J. White. Dodrecht; Boston; Lancaster, 1985. 626 p.

Zhukova L. A., Vedernicova O. P., Kulacova E. G. et al. The age-structure of coenopopulation *Plantago major* L. at the area of European part of Russia // Species and its productivity in the distribution area. St. Petersburg, 1993. P. 370—371.

© *Л. А. Жукова*

Марийский
государственный университет
Йошкар-Ола

Получено 20 I 1998

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

	Стр.
Eritrichium uralense **subsp. krascheninnikovii** Knjasev et Balandin subsp. nov.	87
Huperzia chinensis **subsp. miyoshiana** (Makino) Tzvel. comb. nov.	84
Linaria sect. *Diffusae* **subsect. Macrocentrum** (D. A. Sutton) Menits. comb. nov.	130

К ст. И. В. Макаровой и Н. И. Стрельниковой, с. 57

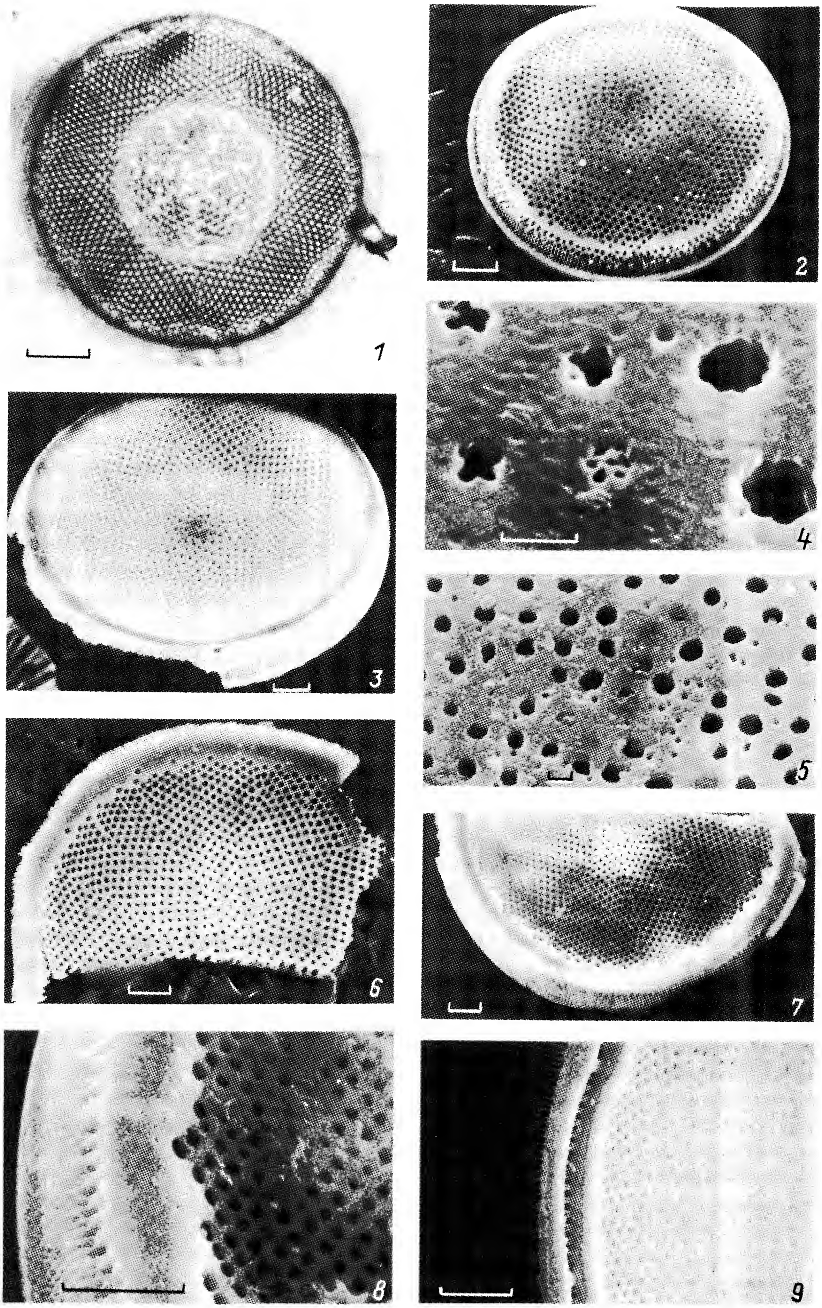


Таблица I. Наружная поверхность створки *Cristodiscus succinctus* (*1* — ПСМ, *2—9* — СЭМ).

1 — общий вид; *2, 3* — структура различных створок; *4* — разрушенный велум; *5* — центр створки; *6* — часть створки с гиалиновой зоной; *7, 8* — край створки с гиалиновой зоной и загибом; *9* — край створки с гиалиновой зоной и краевым гребнем и с двумя отверстиями двугубых выростов (стрелки). Средний эоцен (тишкинская свита), Воронежская обл. Масштабная линейка: *1—3, 6—9* — 10 мкм; *4, 5* — 1 мкм.

К с. 57

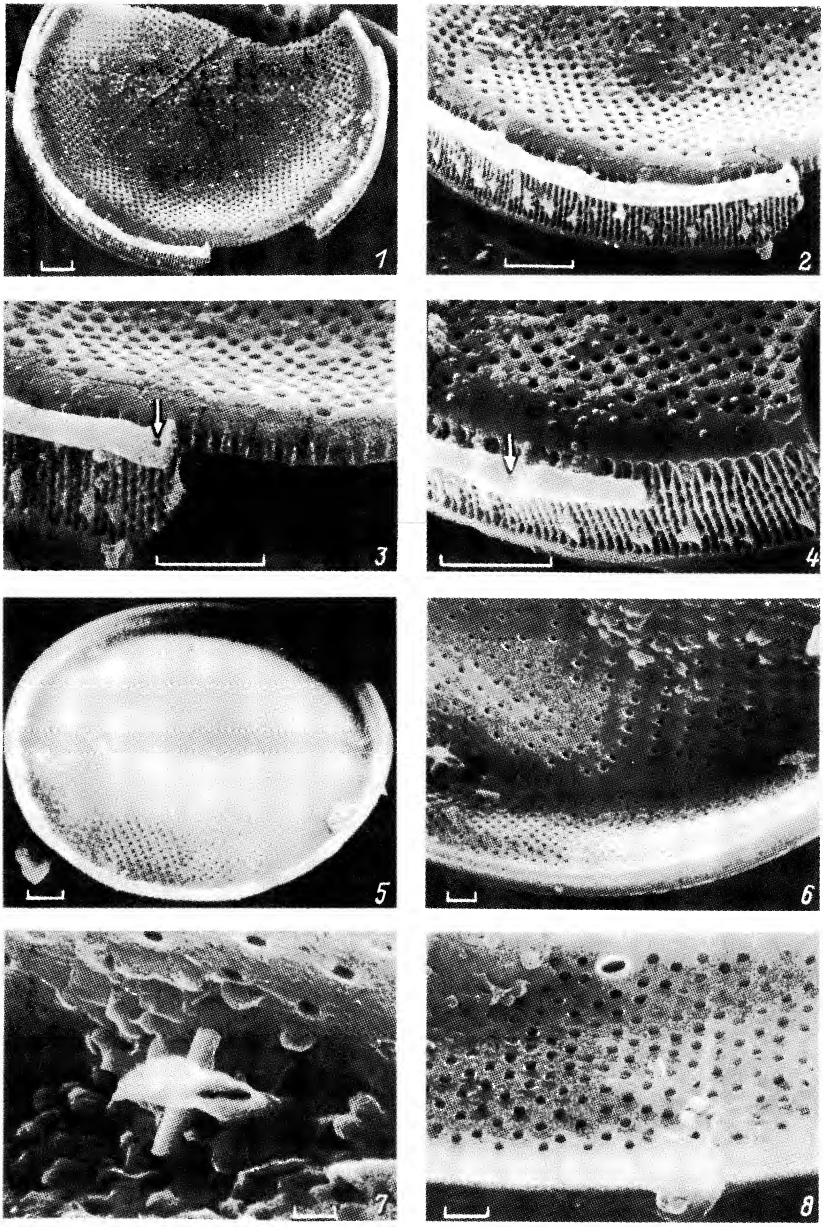


Таблица II. *Cristodiscus succinctus* (СЭМ).

1—4 — наружная поверхность створки: *1* — фрагмент лицевой части с отломанным загибом, *2—4* — структура края створки с гиалиновой зоной, краевым гребнем с отверстием двугубого выроста (стрелка) и ареолами на загибе; *5—8* — внутренняя поверхность створки: *5* — створка, *6* — край створки с двумя двугубыми выростами, *7* — двугубый вырост, *8* — основания обломанной трубки двугубого выроста. Средний эоцен (тишкинская свита), Воронежская обл. Масштабная линейка: *1—5* — 10 мкм, *6—8* — 1 мкм.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1999. VOL. 84. N 1)

Page

Malyshev L. I. Foundation of the floristic division 3
Kashin A. S. The structure of agamocomplexes and the problem of saltatory speciation in angiosperms 15
Urbanavichene I. N., Urbanavichus G. P. Lichens on *Populus suaveolens* (*Salicaceae*) in Southern Baikal Region 30
Solodjko A. S. On the geobotanical division of Sochi Sea-side localities 45

COMMUNICATION 57

Makarova I. V., Strelnikova N. I. New data on frustule morphology in *Cristodiscus succinctus* (*Bacillariophyta*) 57
Potapova M. G. The diatom algae of a sandy littoral in the eastern part of the Gulf of Finland 59
Egorov V. I., Dudoreva T. A., Plotnikova S. F. Nitrogen fixing activity in lichens of Khibiny mountains (Murmansk region) 66
Salakhova G. B., Tchernov I. A. Comparative-embryological characteristics of some species of *Amaranthus* (*Amaranthaceae*) introduced in Tatarstan 70
Repetskaja A. I. Some aspects of the population biology of annuals from the *Chenopodiaceae* in halophytic communities of the Crimea 75
Tzvelev N. N. On the northern species of the genus *Huperzia* (*Huperziaceae*) 81
Knjasev M. S., Balandin S. V. The populational, chorological and morphological patterns of *Eritrichium uralense* s. l. (*Boraginaceae*) 85
Bobrov A. A. Flora of running waters in the Upper Volga region 93
Smagin V. A. Vegetation of aapa-mires, palsa-bogs (pools) and oligotrophic bogs on the Russian European North 104

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 117

Imkhanitskaya N. N. Synopsis of the Caucasian species of the genus *Ribes* (*Grossulariaceae*) 117
Menitsky G. L. Conspectus of Caucasian *Linaria* species (*Scrophulariaceae*). II. Sections *Speciosae, Repentes, Supinae, Pelisserianae, Diffusae, Versicolores* 126

FLORISTIC FINDINGS 133

Verkholat V. P., Grishin S. Yu. New location of *Ilex rugosa* (*Aquifoliaceae*) in the Northern Kuriles (Paramushir Island) 133

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 136

Medvedeva L. A. Review of algal investigations in Primorye region reserves 136

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 145

Saksonov S. V. On the red data books of Saratov and Volgograd regions and Tatarstan Republic 145
Mirkin B. M., Naumova L. G. (*A review*). The importance of spacial and temporal perspectives for understanding vegetation pattern and process. Journal of vegetation science (Special Feature). 1997 152

CHRONICLE 156

Zhukova L. A. Areas of scientific investigations in the field of population botany at the Mari State University 156
Index of new plant names 160

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1999. Т. 84. № 1) Стр.

Малышев Л. И. Основы флористического районирования 3
Кашин А. С. Структура агамокомплексов и проблема сальтационного видообразования у покрытосеменных 15
Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Лишайники на *Populus suaveolens* (*Salicaceae*) в Южном Прибайкалье 30
Солодько А. С. К геоботаническому районированию Сочинского Причерноморья . . . 45

СООБЩЕНИЯ 57

Макарова И. В., Стрельникова Н. И. Новые данные по морфологии панциря *Cristodiscus succinctus* (*Bacillariophyta*) 57
Потапова М. Г. Диатомовые водоросли песчаной литорали в восточной части Финского залива 59
Егоров В. И., Дудорева Т. А., Плотникова С. Ф. Азотфиксирующая активность лишайников Хибин 66
Салахова Г. Б., Чернов И. А. Сравнительно-эмбриологическая характеристика некоторых видов *Amaranthus* (*Amaranthaceae*), интродуцированных в Татарстане 70
Репецкая А. И. Некоторые аспекты популяционной биологии однолетних видов *Chenopodiaceae* в галофитных сообществах Крыма 75
Цвелев Н. Н. О северных видах рода *Huperzia* (*Huperziaceae*) 81
Князев М. С., Баландин С. В. Популяционные, хорологические и морфологические особенности *Eritrichium uralense* s. l. (*Boraginaceae*) 85
Бобров А. А. Флора водотоков Верхнего Поволжья 93
Смагин В. А. Растительность мочажин, ерсеев и олиготрофных топей болот Европейского Севера России 104

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 117

Имханицкая Н. Н. Конспект видов рода *Ribes* (*Grossulariaceae*) Кавказа 117
Меницкий Ю. Л. Конспект кавказских видов *Linaria* (*Scrophulariaceae*). II. Секции *Speciosae, Repentes, Supinae, Pelisserianae, Diffusae, Versicolores* 126

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 133

Верхолат В. П., Гришин С. Ю. Новое местонахождение *Ilex rugosa* (*Aquifoliaceae*) на Северных Курилах (остров Парамушир) 133

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 136

Медведева Л. А. Обзор альгологических исследований в заповедниках Приморского края 136

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 145

Саксонов С. В. О красных книгах Саратовской и Волгоградской областей и Республики Татарстан 145
Миркин Б. М., Наумова Л. Г. (*Рецензия*). Значение пространственного и временно́го взглядов для понимания мозаики и процессов в растительности. Специальный отдел «Журнала науки о растительности». 1997 152

ХРОНИКА 156

Жукова Л. А. Основные направления научных исследований в области популяционной ботаники в Марийском государственном университете 156
Указатель новых названий растений 160

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 1. 1—160.